DES HEXAPODES VIEUX DE 400 MILLIONS D'ANNÉES : LES COLLEMBOLES

1. — Biologie et Évolution

PAR Paul CASSAGNAU (*)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	1
MORPHOLOGIE	2
ANATOMIE	3
CLASSIFICATION; RADIATIONS ADAPTATIVES	4
REPRODUCTION	7
1) Appareil génital et cycle sexuel des femelles	7
2) Appareil génital et cycle sexuel du mâle	10
3) Neutralisation des caractères sexuels secondaires	13
4) Épitoquie	13
DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE	15
DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE	17
ADAPTATIONS ET ÉCOPHYSIOLOGIE	18
1) Adaptations morphologiques	19
2) Adaptations physiologiques aux milieux extrêmes	22
3) Régulation hydrique	24
4) Adaptations mixtes	26
a) Les Écomorphoses	26
b) Les Cyclomorphoses	29
LES COLLEMBOLES EN TANT QUE MODÈLES BIOLOGIQUES ORIGINAUX	31
1) Le polymorphisme génétique	31
2) Les structures endocrines et leur importance dans l'adaptation et la morphogenèse	32
3) Les Collemboles et la chronobiologie	36

INTRODUCTION

Parmi les microarthropodes peuplant le milieu édaphique au sens large (sol des pédologues et annexes), les deux groupes dominants sont incontes-

(*) URA 333. Écobiologie et Évolution des Invertébrés terrestres. Équipe 01 Université P. Sabatier, Laboratoire de Zoologie, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex.

tablement, tant par leur diversité que par la richesse de leurs populations, les Acariens et les Collemboles. Ces derniers sont les plus anciens Hexapodes primitivement aptères connus, puisque les vestiges décrits sous le nom de *Rhyniella praecursor* (HIRST et MAULIK, 1926) des couches de Rhynie Chert en Écosse remontent au Dévonien (moins 400 millions d'années environ). En fait, le rattachement de ces fossiles aux familles actuelles, fossiles constitués peut-être de fragments de genres ou d'espèces différents, alimente des controverses qui ne sont pas près de s'éteindre, certains auteurs y voyant d'incontestables Poduromorphes (MASSOUD, 1967 *b*), d'autres, des Entomobryomorphes Isotomidae (GREENSLADE et WHALLEY, 1986). Mais tous les auteurs s'accordent cependant à y voir d'authentiques Collemboles. Nous avons souligné en 1971, en accord avec de nombreux collègues, la nécessité d'ériger le type Collembole au rang de sous-classe, la réalité taxinomique du terme « Aptérygote » étant fort sujette à caution.

La littérature relative aux Collemboles s'est considérablement accrue depuis les années 50, essentiellement dans le domaine de la systématique, mais les recherches écologiques et biologiques ont elles aussi débouché sur des résultats très prometteurs. Il n'est guère possible de donner en quelques pages l'analyse de tous ces travaux. Nous essayerons donc ici de faire un tour d'horizon des principaux aspects du monde des Collemboles en faisant ressortir les apports qui nous ont paru les plus significatifs. Une telle démarche, nous en sommes conscient, n'est pas à l'abri d'une certaine subjectivité dès l'instant qu'un choix s'impose. Nous espérons ne pas avoir laissé dans l'ombre trop de résultats dignes d'intérêt. Le lecteur pourra d'ailleurs se reporter le cas échéant à la littérature citée à la fin de ce travail pour approfondir les points qu'il jugera traités trop rapidement.

Nous rappellerons brièvement tout d'abord les principales caractéristiques morphologiques et anatomiques, qu'il n'est pas dans notre intention de développer ici, d'autant qu'on trouvera par ailleurs une excellente mise au point de nos connaissances morphologiques dans la récente *Faune des Collemboles d'URSS,* ouvrage collectif édité par l'Académie des Sciences de Moscou, sous la direction de N. M. CHERNOVA (1988).

MORPHOLOGIE

Les Collemboles sont des Aptérygotes de petite taille (0,5 à 8 mm, 1 à 2 mm en moyenne) à 9 segments post-céphaliques bien individualisés chez les formes primitives, secondairement plus ou moins coalescents. La tête est orthognathe ou prognathe portant une paire d'antennes à 4 segments possédant leur musculature propre, le 4^{e} segment pouvant secondairement s'allonger en fouet annelé (fig. 1). De nombreux sensilles différenciés sont sur les segments 3 et 4. Un organe photosensible est

constitué de deux groupes de 8 + 8 ommatidies indépendantes les unes des autres, la réduction progressive de ces yeux pouvant aller jusqu'à l'anophthalmie totale. On notera la présence sporadique d'ocelles frontaux sans système cornéen. Entre la base de l'antenne et la tache oculaire, se développe un organe de Tömösvary (organe post-antennaire) susceptible de disparaître secondairement. Les pièces buccales sont de type entotrophe, primitivement broyeuses. La mandibule de type primitif porte une *pars apicalis* dentée et une *pars molaris* broyeuse. La maxille possède un lobe externe palpigère et un lobe interne à capitulum apical pourvu d'une griffe et de nombreuses lamelles. Le labium est court à différenciations digitées constituant le plancher de la poche gnathale. Il en part une gouttière ventrale, la *linea ventralis,* atteignant le premier segment abdominal au niveau du tube ventral. L'appareil buccal peut secondairement évoluer suivant le régime alimentaire, en particulier par étirement des mandibules qui perdent leur *pars molaris,* ou même peuvent entièrement disparaître, et la transformation du capitulum maxillaire en stylet (régime alimentaire sous forme liquide). Cette évolution caractérise essentiellement certains Poduromorphes Neanuridae. Le thorax possède 3 segments inégaux, le premier toujours plus ou moins réduit. Les pattes sont pourvues de 2 praecoxa, d'une coxa, d'un trochanter, d'un fémur, d'un tibiotarse, d'un prétarse à nodule empodial et d'une griffe terminale. L'abdomen a 6 segments; l'anus terminal s'ouvre entre trois valves sur le 6^{e}. L'orifice génital est porté par le 5^{e} segment, en fente transversale chez la femelle, en tubercule plus ou moins hémisphérique chez le mâle. Les soudures entre les segments abdominaux sont très variées au sein même des familles, allant jusqu'à la coalescence totale des métamères post-céphaliques 1 à 7 chez les Symphypléones. Les appendices abdominaux sont constitués du tube ventral toujours présent sur le premier segment, formé par la coalescence de 2 coxae à vésicule exsertile réglant les échanges àqueux, d'un rétinacle ou tenaculum sur le 3^{e} servant par ses crochets à maintenir l'appendice du 4^{e} segment, la furca, organe de saut constitué d'un manubrium basal surmonté de deux dentes et de deux mucrons apicaux. Le développement de ce dernier appendice est des plus variables. Il peut entièrement disparaître chez les formes du milieu édaphique.

ANATOMIE

Le tégument est peu sclérifié, à épicuticule richement ornementée (fig. 1), par évolution de granules de base groupés en rosettes de 6 éléments (grain primaire) s'hypertrophiant ou se soudant entre eux pour donner une architecture variée suivant les types (grain secondaire). La chétotaxie de revêtement est faite de soies tactiles de densité variable, de soies spécialisées et d'écailles chez certains Entomobryomorphes. L'épiderme est pourvu de pigments rouge-vineux à bleu-noir masquant éventuellement les pig-

ments verts, jaunes ou oranges contenus dans les lipides du corps gras. Le pigment épidermique peut se disposer en taches à contours réguliers ou totalement disparaître ainsi que le pigment du corps gras. Le système nerveux est très condensé ventralement en quatre ganglions, un sous-œsophagien, un pour le thorax I, un pour le thorax II et un pour le thorax III plus l'abdomen. Le complexe neurendocrine rétrocérébral est de type « insecte » à corps cardiaque primitif. Le tube digestif est simple, le mésentéron en manchon à rôle excréteur. Il n'existe pas de tubes de Malpighi. L'appareil respiratoire est absent, sauf chez certains Symphypléones qui possèdent un stigmate collaire et un tronc trachéen arborescent. L'appareil circulatoire est réduit à l'aorte dorsale pulsatile s'ouvrant largement en arrière du cerveau. Le corps gras est bien développé en massifs métamériques enveloppant les cellules à urates autour du mésentéron. L'appareil excréteur d'origine coelomique persiste sous la forme de vésicules closes (néphrocytes des auteurs) : glande antennaire, et 2 glandes abdominales, ou de rein à labyrinthe (glande labiale). Dans la tête, on notera la présence de glandes acineuses à rôle controversé (glandes du tube ventral) et des glandes salivaires à noyaux endopolyploïdes parfois hypertrophiés à chromosomes polytènes (Neanuridae). La gonade est simple, remontant jusqu'au niveau du thorax, avec un germarium latéral. Il n'y a pas de genitalia externe et la fécondation est indirecte par l'intermédiaire d'un spermatophore.

CLASSIFICATION ; RADIATIONS ADAPTATIVES

La classification est fondée dans ses grandes lignes sur la métamérisation plus ou moins apparente extérieurement et sur la structure des segments. On distingue de façon classique les Arthropléones à segments abdominaux nettement séparés et les Symphypléones caractérisés par la coalescence des segments thoraciques et abdominaux I à IV.

MASSOUD (1976) a récemment isolé de ces derniers les Neelipléones sur des critères morphologiques et biologiques qui nous semblent valables.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'un Poduromorphe *Hypogastruridae* mâle; vue d'ensemble des organes et détails de certaines structures : A, tache oculaire et organe post-antennaire; B, fragment de tégument dorsal à fort grossissement; C, épine anale; D, capitulum maxillaire; E, mandibule; F, extrémité du tibiotarse et griffe; G, rétinacle; H, furca; I, tubercule génital.

a, antenne; ad, aorte dorsale; an, anus; c, cerveau; ca, corps allate; cg, corps gras; cn, chaîne nerveuse; co, cornéule; cx, coxa; d, dens; de, ductus ejaculatorius; f, fémur; g, germarium, $g_{1,2}$, grain tégumentaire primaire, secondaire; gr, griffe; m, muscle; ma, manubrium; mu, mucron; $n_{1,2,3}$, reins cœlomiques ou néphrocytaires; op, organe post-antennaire; pc, précoxa; pg, poche gnathale; rl, rein labial; t, trochanter; td, tube digestif; te, testicule; ti, tibiotarse; tv, tube ventral).

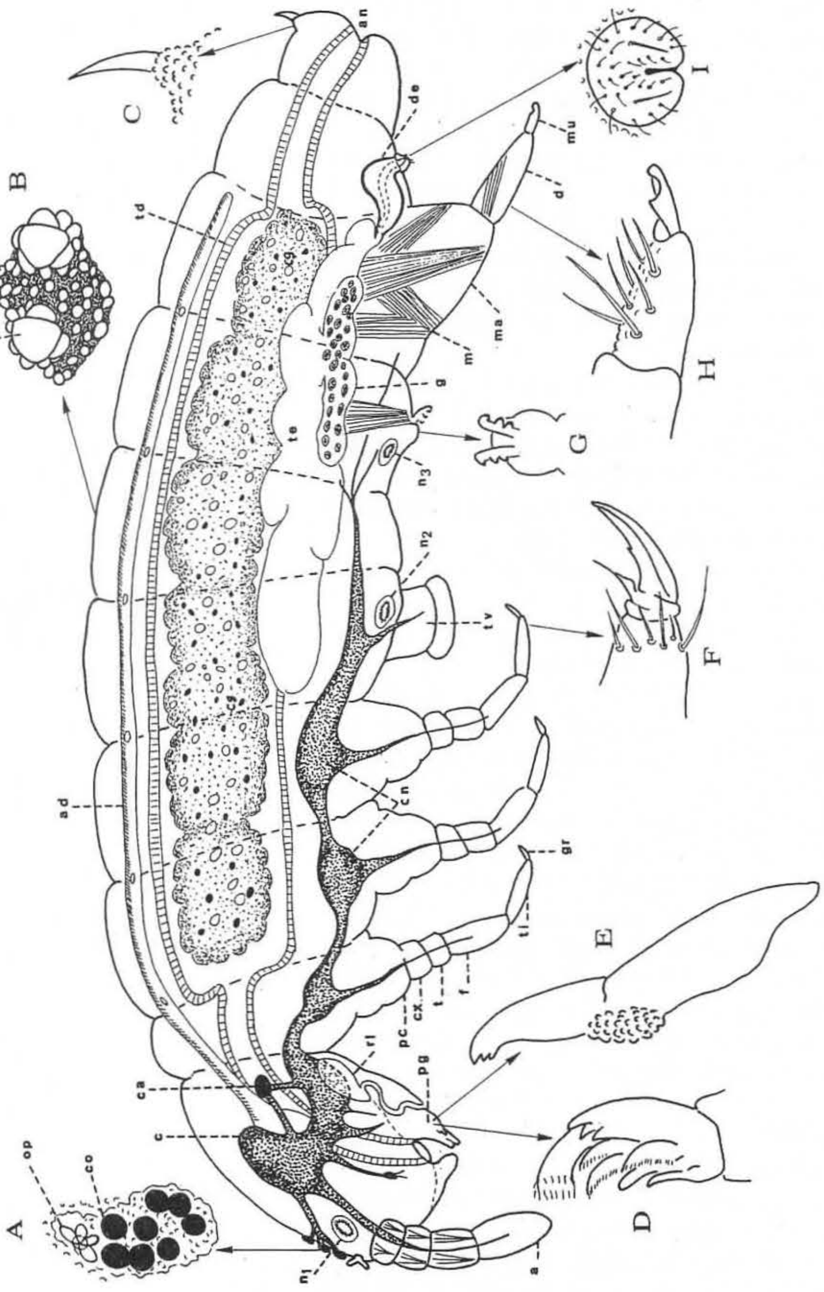


Fig. 1.

Au sein des Arthropléones, les Poduromorphes ont conservé le tergite du premier segment thoracique encore pourvu de soies alors que les Entomobryomorphes ne présentent plus de tergite individualisé sur le premier segment thoracique. Parmi ces derniers, les Isotomidae s'isolent des autres familles par la structure homonome des segments abdominaux et la persistance d'un organe post-antennaire ovale simple dans la grande majorité des espèces. L'analyse des organes endocrines du complexe rétrocérébral paraît confirmer la valeur de ces coupures (Cassagnau, 1971; Cassagnau et Juberthie, 1971). Le démembrement des classifications traditionnelles opéré par Salmon (1964) ne repose sur aucun critère sérieux, en particulier l'utilisation d'un caractère aussi adaptatif que la position de la tête par rapport au substrat montre trop de convergences pour être retenu dans une optique phylétique.

En fait, cette classification se plaque dans ses grandes lignes sur les deux tendances adaptatives qui se sont fait jour au sein du groupe (vie de type interstitiel et vie de type atmophile). Si l'on prend soin d'apporter quelques modifications à l'emplacement des grandes coupures, en schématisant quelque peu les choses, on peut dire que les Poduromorphes et les Entomobryomorphes Isotomidae ainsi que les Néélipléones fournissent la plus grosse part des contingents édaphiques interstitiels : il en découle une tendance à la réduction et à la disparition de la furca, un raccourcissement des pattes et des antennes, une spécialisation des organes sensoriels (organe post-antennaire, sensilles antennaires).

Les Entomobryens non Isotomidae et les Symphypléones ont, dans la majorité des cas, acquis un mode de vie plus propice à la colonisation de vastes cavités (surface de litière, milieu épigé, milieu souterrain) marqué par le développement corrélatif de la furca toujours présente, des pattes et des antennes, la disparition quasi générale de l'organe post-antennaire. Bien entendu cette opposition n'est pas absolue et manifestement des genres d'Entomobryomorphes ou de Symphypléones de petite taille sont devenus interstitiels, les *Lepidocyrtus* et les *Pseudosinella* ou les *Sminthurinus* par exemple. Mais en envisageant de façon générale les conditions de vie offertes aux Collemboles, on peut dire que la faune interstitielle sera favorisée chaque fois que les structures du sol seront aérées et riches en horizons humifères et que les groupes de surface seront mieux représentés lorsque les structures des horizons édaphiques deviendront incompatibles avec le mode de vie interstitiel (minéralisation rapide de l'humus, sol argileux, ferralitique, innondable, susceptible de faire bloc en saison sèche). Il en est ainsi de la plupart des biotopes de la zone holotropicale. Par exemple sur les 190 espèces actuellement répertoriées de l'Inde non himalayenne, 1/3 sont des formes édaphiques interstitielles, 2/3 des espèces à tendance épigée. A titre de comparaison, le catalogue des espèces du Sud-Ouest de la France et des Pyrénées que nous avions publié en 1961 (206 espèces) comportait 3/4 d'espèces édaphiques pour 1/4 de formes à tendance épigée. C'est la proportion inverse qui s'établit pour les Collemboles d'Indochine étudiés par Denis en 1948.

Le tableau I récapitule les données systématiques proposées ces dernières années par les spécialistes des différents groupes (BETSCH, 1980; CASSAGNAU, 1980 *a* et *b*, 1983; DEHARVENG, 1981 *a* et *b*; SZEPTYCKI, 1979...).

REPRODUCTION

La fécondation de type indirect par l'intermédiaire d'un spermatophore déposé par le mâle sur le substrat est décrite pour la première fois par SCHALLER en 1952. La reproduction parthénogénétique a été signalée chez quelques espèces *(Onychiurus parthenogeneticus, Tullbergia krausbaueri, Isotoma notabilis, Folsomia candida, Folsomia cavicola...),* mais elle est sans doute plus répandue que ne le laisserait croire la littérature. *Neanura muscorum* présente un type de parthénogenèse géographique, les populations bisexuées étant limitées au centre de l'Europe occidentale (Alpes, Massif Central), les populations parthénogénétiques étant devenues secondairement cosmopolites grâce à leur polyploïdie intense (CASSAGNAU, 1972 *a*).

L'aspect cytologique de la parthénogenèse thélytoque a été étudié sur *Folsomia candida* par PALÉVODY (1976).

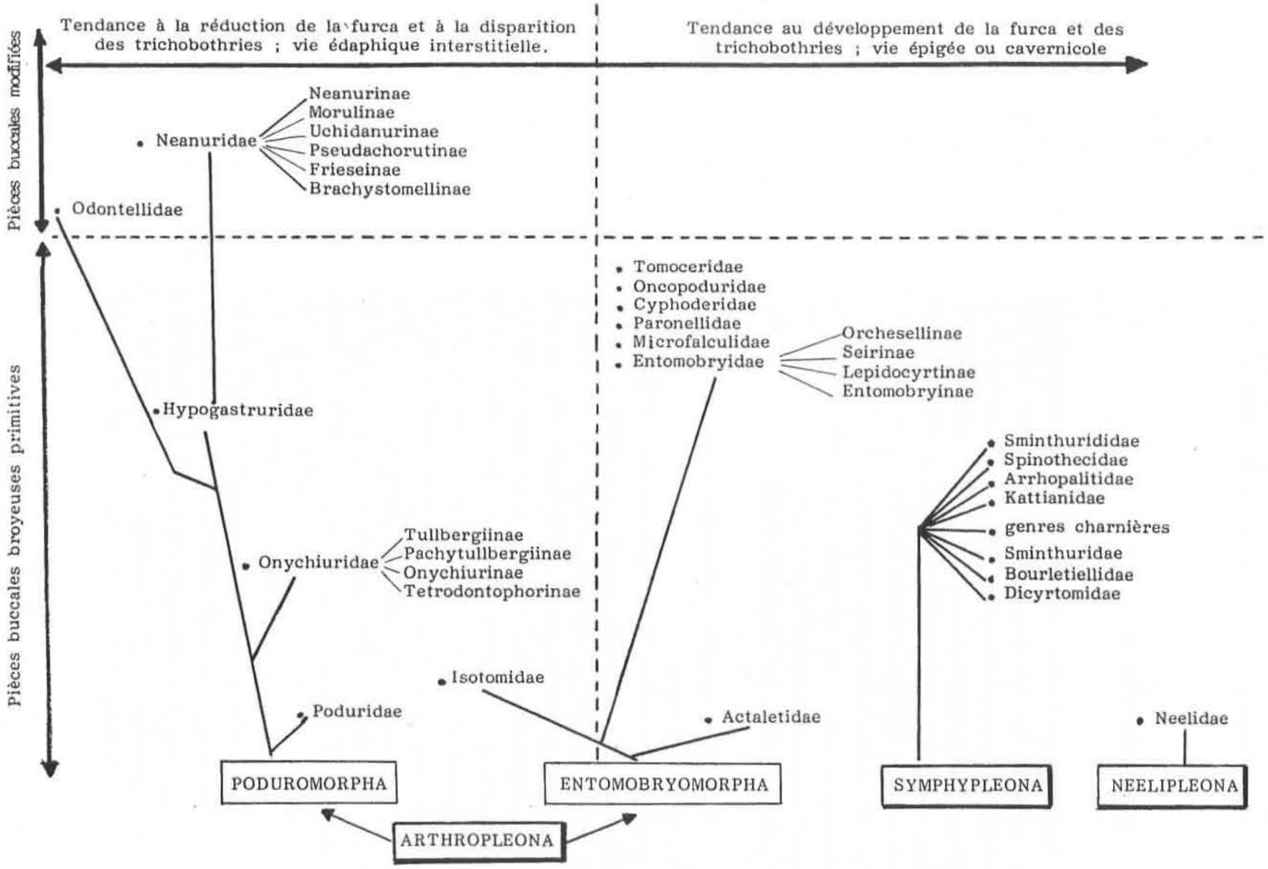
Indépendamment des plaques génitales bien entendu très différentes, les espèces bisexuées montrent des caractères sexuels secondaires parfois discrets et non entièrement inventoriés chez les Poduromorphes et la majorité des Entomobryomorphes (soies ventrales des mâles différenciées chez les *Onychiuridae* et les *Neanuridae* par exemple); ils deviennent spectaculaires chez certains *Isotomidae* (fig. 2) (mâles de *Guthriella, Rhodanella, Jestella,* pourvus de soies géantes sur la tête ou les segments postcéphaliques, femelles des *Hydroisotoma* à soies périanales en bâtonnets), mais ce sont surtout les Symphypléones qui voient se développer les caractères sexuels secondaires les plus nets : chez les mâles, antennes préhensiles *(Sminthurididae)* (fig. 2 C) organe abdominal *(Arrhopalitidae, Bourletiellidae),* chez les femelles, appendices anaux et soies élargies dans la plupart des familles. Une étude subexhaustive en a été donnée par BETSCH (1980). Le trait le plus curieux de ces caractères sexuels secondaires est leur extrême malléabilité vraisemblablement sous l'influence de fluctuations hormonales comme par exemple chez les *Bourletiella* et les *Hydroisotoma* lors des phénomènes de neutralisation écologique et d'épitoquie au moment de la vitellogenèse (CASSAGNAU, 1965 *a*; CASSAGNAU, 1985).

1) APPAREIL GÉNITAL ET CYCLE SEXUEL DES FEMELLES

La gonade est composée d'une paire d'ovaires de type méroïstique polytrophique, ventraux latéraux à germarium latéral et externe, de courts

TABLEAU I

Classification proposée par les spécialistes des divers groupes.



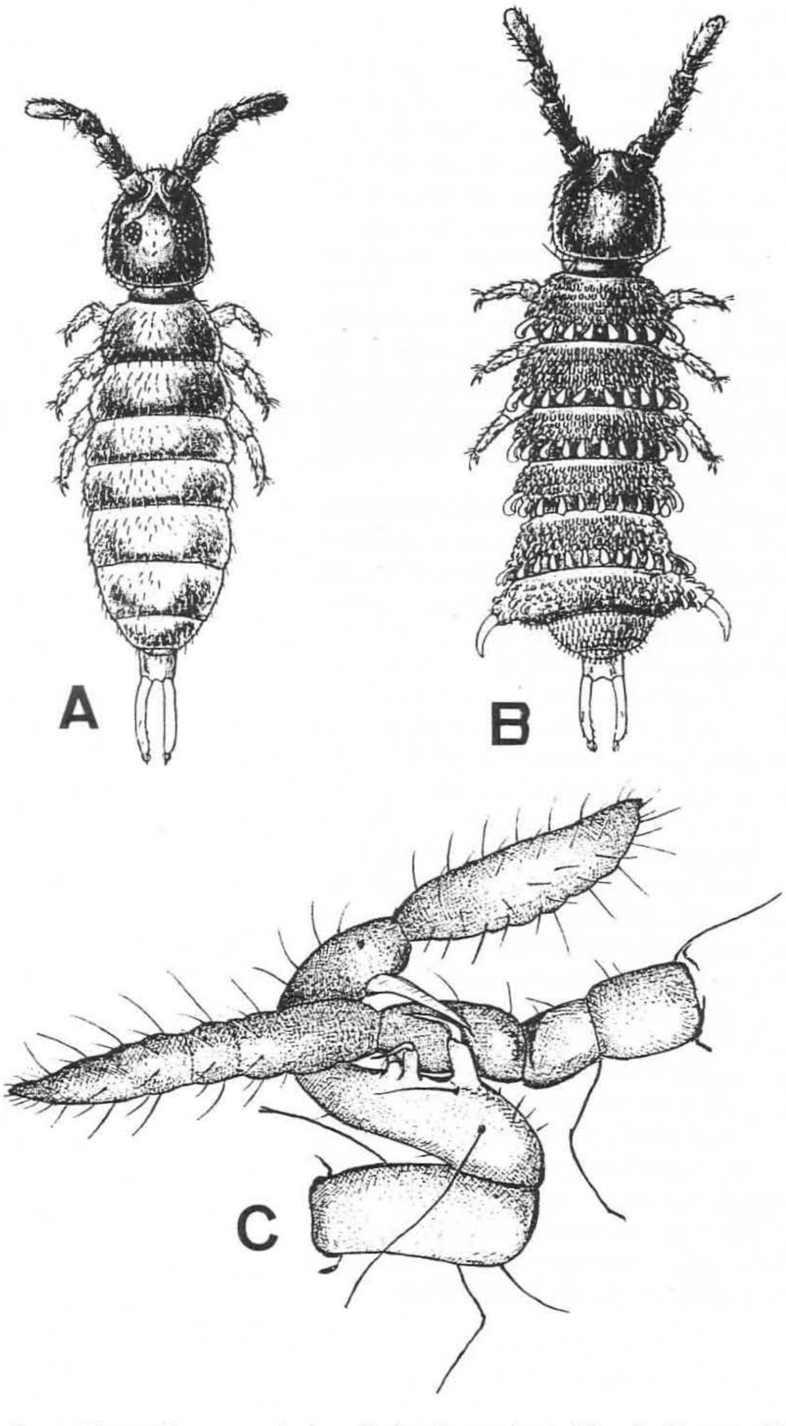


Fig. 2. — Dimorphisme sexuel chez *Guthriella muskegis* (d'après Folsom, 1912). A, femelle, B, mâle ; C, accrochage par les antennes chez un *Sminthurides* lors de la pariade ; à droite, antenne de la femelle, à gauche celle du mâle (d'après Massoud, 1971).

oviductes terminaux débouchant au vagin impair qui s'ouvre ventralement sur le 5[e] sternite au niveau d'une fente génitale transversale. Krzysztofowicz (1977) distingue 3 types morphologiques suivant la position du germarium par rapport au sac ovarien principal, et quatre types histologiques suivant la localisation et la structure des cellules nourricières, et la présence de cellules folliculaires. L'ovogenèse a été étudiée par de nombreux auteurs depuis les travaux classiques de Claypole (1898) et Lecaillon (1901), mais c'est Joosse et Veltkamp (1970) et Palévody (1976) qui établissent la chronologie la plus exacte du cycle en relation avec le rythme des mues imaginales. Ce dernier auteur analyse de façon précise chez *Folsomia candida* les phénomènes cytologiques au cours du cycle couvrant 2 intermues, ou cycle AJEP (alimentation, jeune, exuviation, ponte), cycle décomposé en 5 phases (φ 1 à φ 5) dont les manifestations essentielles sont schématisées dans la figure 3.

Cette succession régulière d'intermues de prévitellogenèse et d'intermues de vitellogenèse entre chaque ponte semble généralisable avec quelques modifications chez les Entomobryomorphes. Chez les Poduromorphes, les données de Thibaud (1970) montrent une certaine irrégularité dans la succession des phases. Chez les Symphypléones, Bretfeld ne note qu'une seule exuviation par ponte chez *Heterosminthurus insignis* (1977). Le nombre de cycles de ponte est extrêmement variable d'une espèce à l'autre, et suivant les conditions de vie. Krzysztofowicz et Kisiel indiquent une période de ponte tous les deux ans chez *Tetrodontophora bielanensis* (1986). Chez beaucoup de Neanurinae, on n'observe dans la nature ou en élevage qu'une seule ponte par an. *Hypogastrura boldorii* n'a qu'une ou deux pontes par an dans la nature, mais une même femelle peut pondre 7 à 8 fois de suite en élevage (Bedos et Cassagnau, 1986). Par contre chez les Isotomidae, il n'est pas rare d'observer jusqu'à 10 pontes, à raison d'une tous les quinze jours. Snider (1973) chez *Folsomia candida* note à 21° un nombre moyen de 13 ovipositions par femelles (maximum de 20). Mais les conditions optimales que l'expérimentateur s'efforce de réaliser en laboratoire déforment souvent la réalité et rendent difficile l'extrapolation aux conditions naturelles. Le nombre de pontes et le nombre d'œufs par pontes dépendent en effet de très nombreux facteurs qu'il n'est pas possible d'analyser ici. Si Snider donne des chiffres extrêmement élevés pour la production d'une même femelle de *Folsomia candida* (moyenne : 1.011 œufs, de 128 à 1.654), chez les Hypogastruridae en conditions optimales, nous notons des chiffres moyens compris entre 150 et 200 chez les espèces édaphiques, 40 à 70 chez les formes cavernicoles (Thibaud, 1970). Chez les Neanurinae, on peut même trouver uniquement 5 à 10 œufs en une seule ponte.

2) Appareil génital et cycle sexuel du mâle

La gonade mâle est composée d'une paire de testicules à germarium latéral. Un canal déférent qui se développe en vésicule séminale lors de

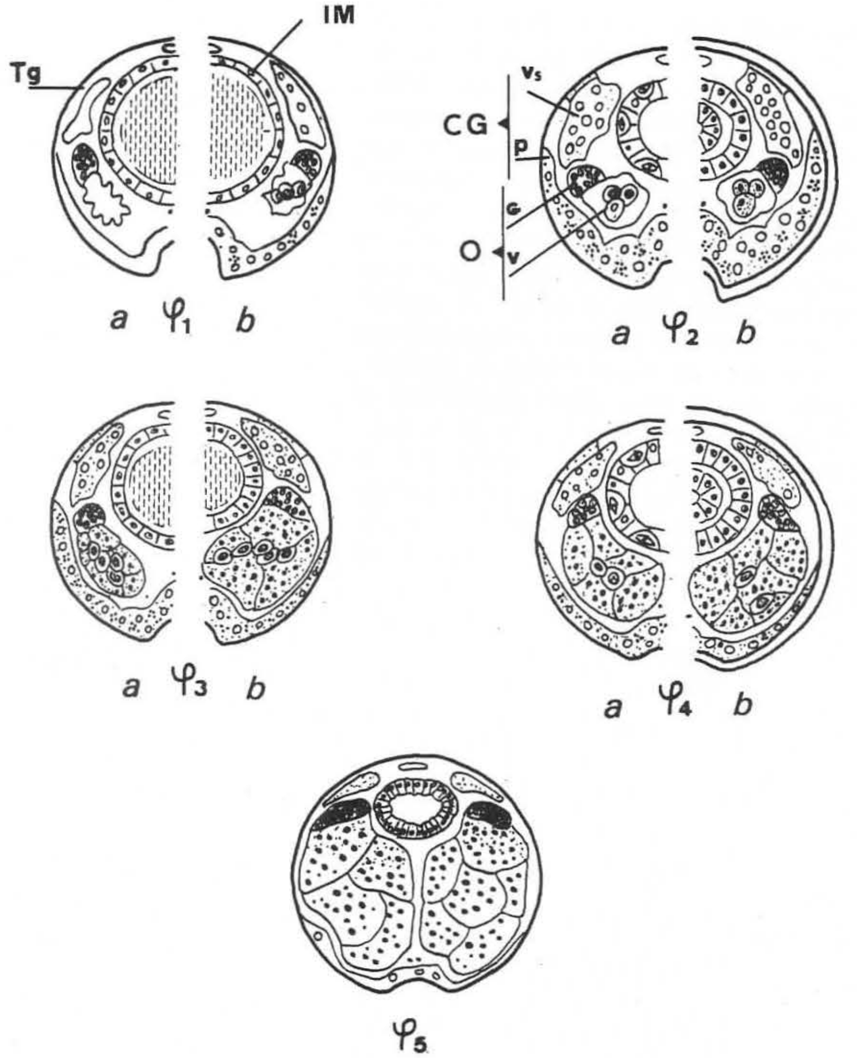


Fig. 3. — Schémas de coupes transversales de l'abdomen de *Folsomia candida* au niveau du germarium montrant l'évolution de divers organes au cours du cycle AJEP. Les moitiés *a* et *b* figurent respectivement le début et la fin d'une phase. CG, corps gras (P, couche pariétale; Vs, couche viscérale); IM, intestin moyen renfermant le bol alimentaire (hachures) ou l'ancien épithélium en cours de dégénérescence; O, ovaire; G, germarium; V, vitellarium; Tg, tégument, les cellules épidermiques n'ont pas été figurées (d'après Palévody, 1974).

la reproduction, court chez les Arthropléones, long et contourné chez les Symphypléones, aboutit dans l'axe du corps à un *ductus ejaculatorius* impair à parois épaisses glandulaires (Cassagnau, 1965 *a*; Schliwa, 1965; Doering, 1986). Le fonctionnement du testicule est lui aussi rythmé par

les mues imaginales. Les spermatozoïdes s'accumulent dans la vésicule séminale, mêlés à des gouttelettes nutritives sécrétées par la paroi. Ils ont une tête filiforme et sont enroulés sur eux-mêmes (CASSAGNAU, 1971; DALLAI, 1975). Ils sont acheminés par le conduit dorsal du ductus cependant que se forme dans le conduit ventral la tige du spermatophore qui pénètre au sein de la gouttelette spermatique ou forme des nervures à la surface de celle-ci; le pédoncule du spermatophore est long chez les Symphypléones et les Entomobryens subépigés, beaucoup plus réduit chez les Poduromorphes (fig. 4), pratiquement absent chez les *Hypogastrura* et les *Onychiurus*. Les spermatophores sont disposés en grand nombre sur le substrat et les modalités de la prise par la femelle montrent des variations très nettes suivant les groupes : dépôt au hasard et fécondation ultérieure en l'absence du mâle (cas général); dépôt stimulé par la présence de la femelle (nombreux Entomobryens); dépôt et prise du spermatophore lors d'une pariade primitive *(Dicyrtomina, Sminthurus)* ou lors d'une pariade spécialisée liée à l'existence de caractères sexuels secondaires spectaculaires (*Sminthurididae, Bourletiellidae*, BETSCH, 1980). L'existence d'une fécondation directe chez *Sphaeridia pumilis* a été signalée, mais demande confirmation.

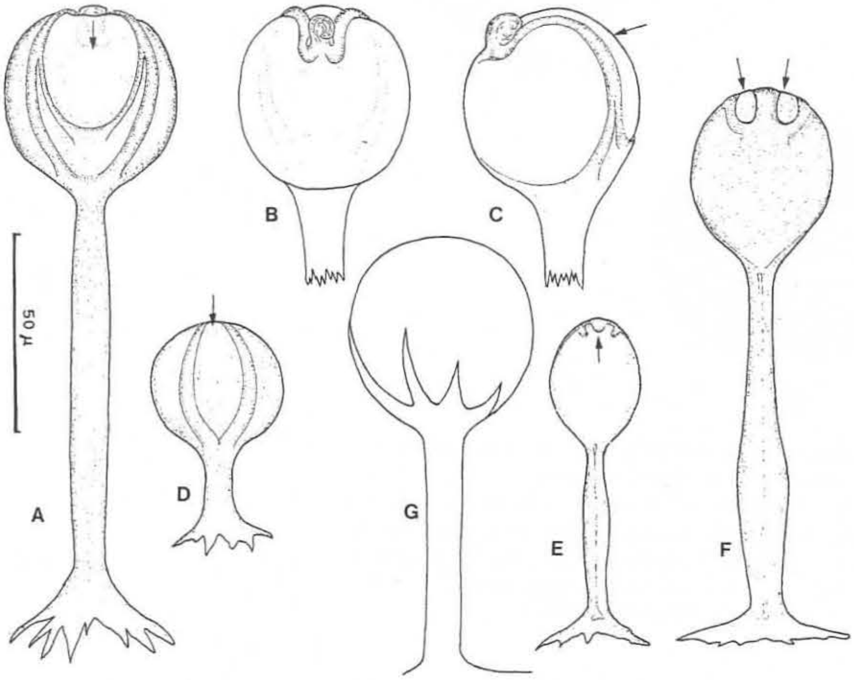


Fig. 4. — Spermatophores de quelques Poduromorphes Neanurinae : A, B, C, chez *Deutonura monticola*; D, chez *Monobella grassei*; E, chez *Bilobella aurantiaca*; F, chez *Bilobella matsakisi* (les flèches indiquent les zones d'ouverture); G, spermatophore chez *Podura aquatica* (d'après CASSAGNAU, 1971 *a*).

3) Neutralisation des caractères sexuels secondaires

Bourletiella radula est un Collembole Symphypléone peuplant les prairies des étages subalpins et alpins dans les Pyrénées. A la fonte des neiges (juin-juillet) apparaît une première génération de petite taille dont les mâles et les femelles montrent les caractères sexuels secondaires typiques de cette espèce : soies en « flammes de bougie » sur le grand abdominal, crête sclérifiée axiale et soies spiniformes sur le petit abdominal chez le mâle, soies périanales en rubans et appendice anal en baguette aplatie chez la femelle.

Dans les biotopes marécageux ou très humides, cette première génération donne naissance au mois d'août à une deuxième génération, identique à la première, qui disparaîtra fin septembre après avoir pondu.

Dans les biotopes susceptibles de se dessécher pendant l'été (prairies rases sur les crêtes et mamelons), la deuxième génération est caractérisée par la croissance considérable des immatures qui donnent (Cassagnau, 1965) : — des mâles géants fonctionnels mais dépourvus de caractères sexuels secondaires décrits plus haut, ce qui entraîne une déviation des séquences de pariade lors du dépôt des spermatophores; — des femelles à orifice génital bien différencié mais dépourvues de caractères sexuels secondaires. Elles conduiront en fin de saison à des femelles géantes fonctionnelles ayant acquis tardivement leurs caractères sexuels secondaires. Ces sexués transformés disparaîtront à la fin de l'été, après avoir pondu.

La proportion relative de ces sexués transformés par rapport aux sexués normaux de deuxième génération est d'autant plus forte que les biotopes peuplés sont de type plus xérique, ce qui souligne le caractère écologique du déterminisme de ce phénomène (Raynal, 1974, 1976).

4) Épitoquie

Nous avons donné le nom d'épitoquie à l'ensemble des modifications morphologiques affectant certaines espèces lors de la reproduction; ces modifications apparaissent brusquement au cours d'une mue imaginale et sont réversibles à la faveur d'une exuviation ultérieure (Bourgeois et Cassagnau, 1973).

Chez les Isotomidae, la forme épitoque n'apparaît que dans un sexe : mâle chez *Coloburella zangherii,* femelle, chez *Hydroisotoma schaefferi*; chez les *Hypogastruridae,* les deux sexes sont affectés, l'épitoquie étant plus intense chez les femelles. Chez *Odontella lamellifera* (Odontellidae), les deux sexes réagissent de la même façon.

Les mâles de *Coloburella zangherii* subissent une dédifférenciation du tégument par perte de grain secondaire (Cassagnau et Lauga-Reyrel, 1985).

Dans le Bassin Aquitain, les colonies se maintiennent tout au long

du cycle saisonnier, mais avec une nette raréfaction des individus lors des périodes les plus froides et pendant la sécheresse estivale.

La principale période de reproduction se situe au printemps à partir des mois de mars ou avril. On voit apparaître alors des mâles à téguments dorsaux lisses et très luisants, très faciles à identifier sur le vivant, à grain secondaire dédifférencié, qui ne tardent pas en élevage à réacquérir au cours d'une mue, leurs téguments granuleux d'origine.

L'étude histologique montre que ces mâles dédifférenciés sont tous en fin de spermiogenèse (fin de la phase 5 et 6, dans la chronologie proposée par LAUGA-REYREL en 1977) : les vésicules séminales sont bourrées de globules nourriciers et de spermatozoïdes; la vésicule éjaculatrice, à son maximum de développement, contient presque toujours un spermatophore en voie de formation.

Les mâles normaux sont toujours en début de spermatogenèse (phase 1 à 5) à vésicule éjaculatrice involuée.

Chez *Hydroisotoma schaefferi* ce sont les caractères sexuels secondaires de la femelle qui sont affectés. Comme de nombreux Collemboles, *Hydroisotoma schaefferi* porte trois soies sur chaque valve anale; très petites chez les immatures (rapport mucron/soies des valves = 10 à 12), elles deviennent minuscules chez les mâles adultes (*m/s* = 12 à 15).

Chez la plupart des femelles adultes, seule la soie médiane conserve sa taille, les deux latérales sur chaque valve se développent considérablement (*m/s* = 1,1 à 1,5), leur embase portée à l'extrémité d'une nette éminence des téguments. Un deuxième type de femelle montre un raccourcissement de ces soies périanales, le mamelon de base disparaît (*m/s* = 3 à 5,5).

Il ressort clairement de notre analyse que le raccourcissement des soies périanales se produit lors de la mue M_1, la forme épitoque étant limitée à l'intermue $M_1 - M_2$, cette dernière mue rétablissant les conditions primitives (CASSAGNAU, 1985).

L'épitoquie est donc synchrone de la vitellogenèse (stade IV), la femelle qui pond ayant réacquis ses caractères sexuels secondaires. On sait d'autre part que le maximum d'activité des corps allates se situe lui aussi dans la phase φ_3. L'accroissement du vitellus et ici la régression des soies périanales vers une morphologie « juvénile » apparaissent comme deux résultats d'un seul et même déterminisme : l'augmentation du taux d'hormone juvénile à partir de la mue M_1.

Chez les *Hypogastrura* on note dans les deux sexes, lors de la vitellogenèse et de la formation des spermatophores un raccourcissement des appendices, en particulier du mucron, des épines anales, une régression des soies dentales (épaissies chez l'adulte normal), la disparition du sac exsertile antennaire. Tous ces organes sont rétablis dans leur structure primitive lors de la mue postreproductrice.

Chez *Odontella lamellifera* l'on trouve les modalités les plus spectaculaires. L'évolution de la gonade se fait chez des individus dépourvus de toute traces externes de maturité sexuelle (néoténie?). Au printemps une

mue fait apparaître le stade épitoque, seule phase munie d'emblée d'un orifice génital au maximum de son développement. Après formation des spermatophores et ponte, les adultes vont réacquérir leurs caractères juvéniles au cours de la mue suivante qui voit disparaître toute trace d'orifice génital.

La forme épitoque en outre se caractérise dans les deux sexes par une régression du grain tégumentaire dorsal, des épines anales, un raccourcissement du mucron, un amincissement de la chétotaxie, en particulier des 3 soies dentales épaissies chez les pré- et post-épitoques, une tendance au dédoublement des lobes de l'organe post-antennaire.

Toutes ces modifications remettent naturellement en question bien des caractères utilisés de façon classique par les systématiciens.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Les œufs sont pondus soit isolément (Entomobryomorphes, Symphypléones), soit en groupes correspondant à une ponte dans de petites cavités du substrat (majorité des cas), soit, chez des espèces à fort effectif, en pontes collectives pouvant rassembler plusieurs milliers d'œufs *(Isotomidae, Hypogastruridae)*. Chez les Symphypléones, la tendance vers des modes de vie épigée entraîne l'enrobement des œufs par la femelle à l'aide d'excréments ou de matériel du substrat ayant transité rapidement par le tube digestif. Le temps d'enrobage semble être inversement proportionnel aux risques de dessiccation du biotope (BETSCH, BETSCH-PINOT, VANNIER, 1980). Le développement de l'œuf est immédiat chez la plupart des formes édaphiques mais chez les épigés, les œufs d'hiver peuvent voir leur développement différé pendant plusieurs mois. Il est vraisemblable que ces arrêts correspondent à des diapauses embryonnaires, mais il faut avouer que nous n'avons pas de données sérieuses en ce domaine. Quant à la durée du développement embryonnaire lui-même, il est bien entendu conditionné par l'optimum intrinsèque thermique de l'espèce et la température extérieure. KRZYSZTOFOWICZ et KISIEL (1986) donnent pour *Tetrodontopora bielanensis* en conditions naturelles un chiffre de six mois (de novembre à avril), mais on peut penser que l'œuf subit une diapause embryonnaire au cours de ce laps de temps. Les Isotomidae édaphiques semblent avoir les développements les plus rapides (une semaine chez *Isotomurus palustris* à 25°, 8 à 9 jours à 26° chez *Folsomia candida* (SNIDER). Les Neanurinae semblent avoir les développements les plus lents, mais là encore il serait vain de vouloir donner une règle générale, tant est grande la diversité écologique des espèces comme le montre la figure (fig. 5) empruntée à THIBAUD (1970).

L'œuf est de type centrolécite, ce qui détermine un segmentation totale dans les premiers stades, passant à partir du stade 8 blastomères à une segmentation superficielle isolant un blastoderme périphérique. Les détails

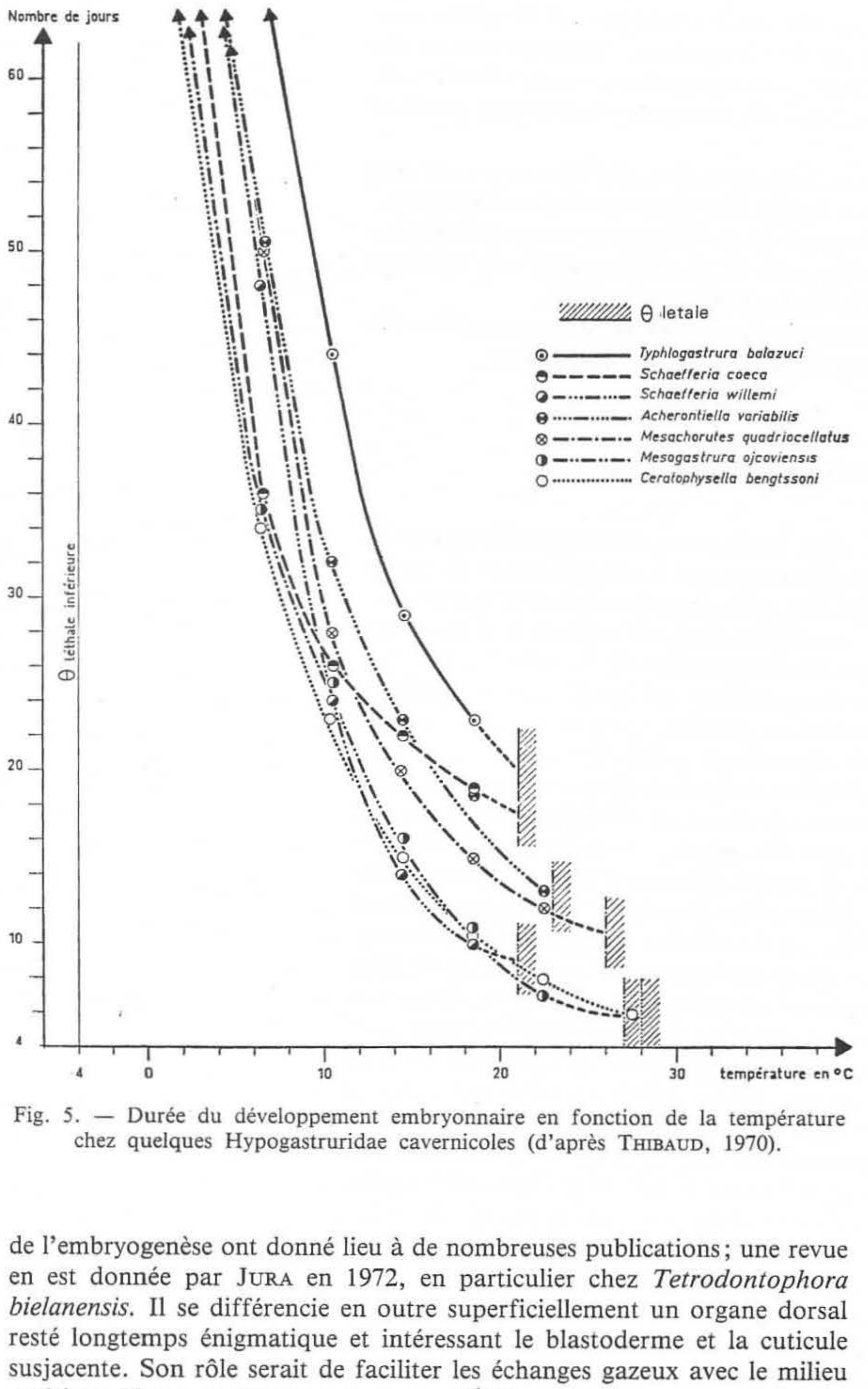


Fig. 5. — Durée du développement embryonnaire en fonction de la température chez quelques Hypogastruridae cavernicoles (d'après THIBAUD, 1970).

de l'embryogenèse ont donné lieu à de nombreuses publications; une revue en est donnée par JURA en 1972, en particulier chez *Tetrodontophora bielanensis.* Il se différencie en outre superficiellement un organe dorsal resté longtemps énigmatique et intéressant le blastoderme et la cuticule susjacente. Son rôle serait de faciliter les échanges gazeux avec le milieu extérieur (JURA et KRZYSZTOFOWICZ, 1980).

DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Le développement post-embryonnaire des Collemboles est qualifié classiquement de protomorphe et amétabole, le premier stade sortant de l'œuf avec ses 9 segments post-céphaliques définitifs sans possibilité d'anamorphose ultérieure. Les stades successifs ne présentent pas de transformations spectaculaires dans l'ontogenèse. Si beaucoup de Collemboles juvéniles ressemblent à ce point aux adultes qu'il est souvent possible de déterminer l'espèce dès la naissance, nous verrons qu'il faut quelque peu nuancer l'idée d'un amétamorphisme absolu. Un des caractères principaux de ce développement est la persistance de la mue tout au long de la vie de l'animal (jusqu'à 30 mues chez *Folsomia candida,* jusqu'à 60 mues chez les *Orchesella*) (SNIDER, 1973; LINDENMANN, 1950). Les manifestations biologiques et histologiques de l'exuviation ont été minutieusement étudiées par BARRA chez *Tomocerus, Lepidocyrtus, Pseudosinella* (BARRA, 1977). La périodicité des mues et la longueur des intermues ont fait l'objet de très nombreux travaux au cours des 50 dernières années. Malheureusement, nous manquons d'une vue synthétique des problèmes. La plupart des auteurs opposent de façon schématique les mues de type larvaire et les mues imaginales. En fait, certaines ambiguïtés subsistent quant à la limite entre les deux, la croissance de nombreuses espèces pouvant se poursuivre au cours de la phase imaginale que certains auteurs font commencer à la différenciation maximale de l'orifice génital ou des caractères sexuels secondaires quand ils existent, d'autres aux manifestations de la première oviposition.

Le nombre d'intermues juvéniles varie de 3 à 5 chez les Symphypléones (BETSCH, 1980), de 4 à 6 chez les Poduromorphes (HALE, 1965; THIBAUD, 1970), de 6 à 7 chez les Isotomidae (SNIDER, 1973; Grégoire WIBO, 1976; CASSAGNAU et FABRES, 1968), de 9 à 11 chez les Orchesellinae (LINDENMANN, 1950). La durée des intermues, et donc du développement larvaire, est directement conditionnée par la température (voir la revue qu'en donne THIBAUD en 1977 *a* et *b*) avec parfois introduction de phases de quiescence ou de diapause dans la nature en période hivernale chez les espèces à développement lent (*Tetrodontophora bielanensis, Hypogastrura* boreoalpins par exemple). Les très nombreuses données que l'on trouve dans la littérature sont difficiles à comparer entre elles par manque d'homogénéité des protocoles expérimentaux et la difficulté de relier ces développements en laboratoire à ce qui se passe réellement dans la nature. Quoi qu'il en soit, dans les conditions optimales, les durées d'intermues les plus brèves ne dépassent pas 3 à 4 jours, avec des chiffres moyens allant de 5 à 20 jours, suivant la gamme thermique utilisée, des chiffres supérieurs à 30 jours révélant la plupart du temps un blocage de l'exuviation qui peut se prolonger plus d'un an dans certaines conditions expérimentales (Neanurinae maintenus à de basses températures).

Au cours des mues successives, nous avons vu qu'il n'apparaissait pas de changements spectaculaires pouvant être qualifiés de métamorphiques, mais une analyse beaucoup plus approfondie montre cependant une morphogenèse progressive touchant des structures discrètes, soit même des remaniements beaucoup plus apparents. Deux catégories de transformations ont été mises en évidence ces dernières années :

1) Des transformations progressives des caractères tégumentaires d'un stade à l'autre, stabilisées au cours de l'ontogenèse : — *a*) augmentation discrète de la chétotaxie chez les Poduromorphes, plus nette chez les Entomobryomorphes et les Symphypléones. Chez ces derniers par exemple, les premiers stades sont facilement repérables à l'absence de trichobotries abdominales A, B, C (1er stade) ou des soies ventrales (1er et 2^{e} stade, BETSCH, 1980). Chez *Pseudosinella,* les premiers stades ne sont pas encore porteurs des écailles caractéristiques du genre (BARRA, 1975); — *b*) différenciation progressive des orifices génitaux et de leur chétotaxie; — *c*) mise en place des caractères sexuels secondaires (BETSCH, 1980), parfois secondairement inhibés (neutralisation écologique chez les *Bourletiella.* CASSAGNAU, 1965 *a*).

2) Des transformations réversibles, parfois spectaculaires, qui ne relèvent pas de processus ontogénétiques, mais de déterminismes hormonaux passagers eux-mêmes tributaires des cycles biologiques ou des conditions mésologiques. Nous reviendrons plus loin sur ces phénomènes qui touchent soit la structure du grain tégumentaire (dédifférenciation), soit l'épaisseur des soies et des épines (épitoquie), soit la chétotaxie et les appendices (cyclomorphose), soit la quasi-totalité de l'organisme (écomorphose).

Ces modifications au cours du cycle biologique des espèces devraient inciter dans bien des cas le taxinomiste à ne plus accorder une confiance aveugle à certains caractères traditionnellement considérés comme de bons critères spécifiques ou génériques, dans le cadre d'une systématique encore trop imprégnée du dogme de l'amétabolie.

ADAPTATIONS ET ÉCOPHYSIOLOGIE

Nous pouvons distinguer des *adaptations morphologiques* pérennes apparues au cours de l'évolution phylogénique du groupe, liées aux déterminismes génétiques classiques, des *adaptations physiologiques* passagères rythmées aussi par les fluctuations des facteurs mésologiques et responsables bien souvent de la répartition spatiale et temporelle des espèces, et des *adaptations mixtes* où morphogenèse et physiologie sont étroitement liées et dont les exemples les plus spectaculaires nous sont offerts par les phénomènes d'écomorphose et de cyclomorphose.

1) Adaptations morphologiques

Nous avons vu que les grands traits de la classification des Collemboles correspondaient aux tendances adaptatives nées de la divergence entre les peuplements interstitiels et le milieu épigé. Dès 1943, Gisin propose une classification de type biologique associant morphologie et milieu, devenue classique, mais souvent appliquée sans discernement en particulier au niveau des caractères régressifs (yeux, pigments, furca) pour lesquels il est indispensable de bien distinguer des *caractères anciens de lignée* qui persistent chez des formes ayant gagné secondairement des milieux ne correspondant pas à leurs adaptations théoriques (*Onychiurus arcticus* des milieux épigés en bord de mer, *Tullbergia* des mousses tecticoles) et des *caractères adaptatifs récents* beaucoup plus convainquants. Dans le même ordre d'idée, on peut citer les *Hypogastrura* écomorphes des sols profonds dont la couche pigmentaire est beaucoup plus épaisse et dense que chez les formes de surface! La classification de Gisin peut se résumer ainsi :

A. — *Atmobios :* espèce des macrophytes; 8 + 8 yeux, antennes très longues.

B. — *Hemiedaphon :* pigment bien développé, antennes moyennes; — *a*) hydrophiles : peuplement de la surface de l'eau, mucron à lamelles élargies; — *b*) mésophiles : peuplement des couches superficielles du sol, ergots aigus ou capités; — *c*) xérophiles : peuplement des écorces, des mousses, des milieux les plus secs; plusieurs ergots capités.

C. — *Euedaphon :* peuplement des couches profondes du sol, yeux réduits ou manquants, pigment limité aux yeux.

En fait, une meilleure partition des types biologiques peut être proposée en prenant en compte l'espace vital offert aux espèces :

A. *Atmobios :* persistance de la furca, tendance à la perte du post-antennaire, allongement des pattes et des antennes, présence de trichobothries très sensibles aux turbulences de l'air, développement du revêtement dense de soies ou d'écailles, forme pouvant atteindre de grandes tailles : — 8 + 8 yeux, pigment bien développé, *Atmobios épigé;* — Régression des yeux et du pigment, *Atmobios souterrain* (milieu souterrain superficiel et milieu souterrain profond); — Adaptation à la vie sur l'eau (mucron, soies dentales), *Atmobios hydrophile.*

B. *Edaphon de type interstitiel :* évolution régressive de la furca, persistance et complication du post-antennaire, pattes et antennes moyennes ou courtes, absence de trichobothries, pas d'écailles, soies dorsales courtes, le revêtement évoluant souvent par paurochaetose : — 8 + 8 yeux, pigment présent, d'intensité variable, plusieurs ergots aigus ou capités, *Edaphon mésophile*; — 8 + 8 yeux, pigment très dense, multiplication des ergots capités, *Edaphon xérophile*; — Yeux réduits ou absents, pigment

réduit ou absent; épaississement des sensilles antennaires, tendance à la régression de la furca dans certaines lignées, *Euedaphon* et *peuplement souterrain interstitiel.*

Ces catégories biomorphologiques ne sont évidemment pas très strictes compte tenu de la remarque fait plus haut relative aux caractères de lignée persistant malgré des adaptations secondaires. Mais elles correspondent *grosso modo* aux radiations adaptatives à la base des catégories taxinomiques supérieures, l'atmobios étant essentiellement peuplé d'Entomobryomorphes, d'Isotomurus, de Symphypléones, l'édaphon constitué de Poduromorphes et d'Isotomidae (voir plus haut).

Le développement de la microscopie à balayage ces dernières années à permis d'aborder des caractères plus discrets et qui se sont révélés particulièrement intéressants en tant que marqueurs des potentialités adaptatives des espèces vis-à-vis des échanges gazeux et hydriques entre l'environnement et le milieu intérieur de l'animal : il s'agit des structures cuticulaires particulièrement variées chez les Arthropléones dépourvues de système trachéen (Cassagnau et Lauga, 1985; Dallai, 1977; Massoud, 1969; Massoud et Lawrence, 1973).

La structure de base du tégument des Collemboles Arthropléones est maintenant bien connue : une procuticule plane montrant la superposition de plusieurs couches surmontées d'une épicuticule à l'origine de grains primaires triangulaires groupés en rosettes de 6 autour d'un alvéole, et réunis par des ponts étroits. Elle persiste toujours au moins en certains points du corps mais les zones tergales présentent la plupart du temps les signes d'une évolution différenciatrice (fig. 6 A).

Chez les Entomobryomorphes autres que les Isotomidae, il s'ajoute un revêtement dorsal de soies hypertrophiées ou d'écailles, sans modifications fondamentales du grain primaire ni de la procuticule.

Chez les Isotomidae, la tendance générale est au resserrement du grain primaire qui devient pavimenteux, avec des soudures plus ou moins importantes entre les grains jointifs, conduisant à la formation de plaques polygonales irrégulières ou de larges plages lisses, la couche procuticulaire restant plane (fig. 6 B, C, D).

Chez les Poduromorphes le soulèvement de la procuticule et l'exagération de certains grains primaires provoquent la formation de grains secondaires augmentant la surface des téguments, ce grain secondaire évoluant en papilles digitiformes groupées en grain tertiaire chez les Neanurinae. Dans quelques cas, ce phénomène est corrélatif de l'évolution du grain primaire vers le type pavimenteux (fig. 6 E à H).

Si ces trois types de téguments correspondent en gros aux trois directions phylogénétiques reconnues par la systématique, l'analyse plus précise des structures permet d'y voir le résultat d'un processus essentiellement adaptatif.

Il apparaît que l'évolution du grain primaire conduit à des architectures épicuticulaires spécialisées dans le sens d'une anectoxérie de plus en plus poussée, le stade ultime étant réalisé par exemple dans la cuticule

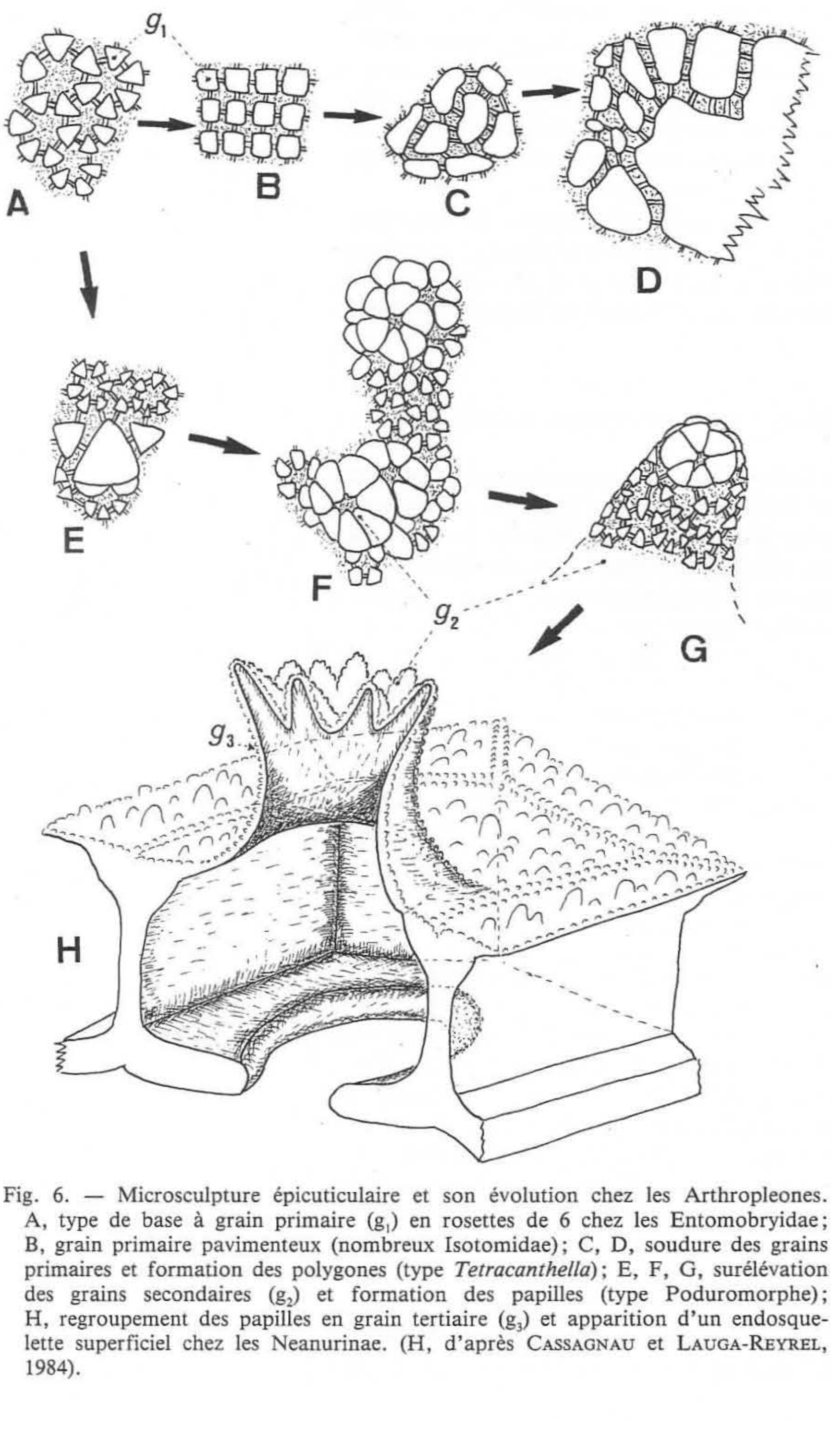


Fig. 6. — Microsculpture épicuticulaire et son évolution chez les Arthropleones. A, type de base à grain primaire (g_1) en rosettes de 6 chez les Entomobryidae; B, grain primaire pavimenteux (nombreux Isotomidae); C, D, soudure des grains primaires et formation des polygones (type *Tetracanthella*); E, F, G, surélévation des grains secondaires (g_2) et formation des papilles (type Poduromorphe); H, regroupement des papilles en grain tertiaire (g_3) et apparition d'un endosquelette superficiel chez les Neanurinae. (H, d'après CASSAGNAU et LAUGA-REYREL, 1984).

plane et lisse des *Uzelia*, sans conteste les plus xérophiles des Collemboles. Le soulèvement de la procuticule en « cloques » (grains secondaires et tertiaires) de plus en plus saillantes doit être interprété au contraire comme la marque d'une tendance à l'hygrophilie, le grain en papilles des *Monobella* nous donnant une bonne image du stade ultime d'une telle évolution (Les digitations des *Uchidanurinae* semblent être, à une autre échelle, l'exagération d'une telle tendance).

La combinaison de ces deux processus offre une gamme très diversifiée de patrons tégumentaires impliquant parfois un dosage précis de la composante xérophile et de la composante hygrophile qui permet de mieux comprendre l'amplitude considérable de l'éventail écologique rencontré chez les Arthropléones.

2) Adaptations physiologiques aux milieux extrêmes

— *Adaptation au froid.* Les Collemboles sont connus depuis longtemps comme susceptibles de peupler des régions et des biotopes particulièrement froids : étage nival, régions arctiques et antarctiques. La Puce des glaciers dans les Alpes *(Isotoma saltans)*, la faune cryophile des Pyrénées ou des régions boréales, la présence de nombreuses espèces dans l'Himalaya entre 5.000 et 6.000 mètres d'altitude en sont autant d'exemples significatifs. Dans les Pyrénées on a trouvé des populations actives de *Tetracanthella* sur les rochers glacés par – 15° C en hiver, à 2.000 mètres d'altitude. *Cryptopygus antarcticus* supporte des températures de – 27° C. De telles performances ne sont possibles que grâce aux propriétés « antigel » du milieu intérieur à base de cryoprotecteurs comme le glycérol (fig. 7) (Sømme et Conradi-Larsen, 1977), manitol, tréhalose, fructose (Block et Sømme, 1982). La résistance semble être accrue par la vacuité du tube digestif (Burn, 1981) et la possibilité de l'instauration d'un métabolisme anaérobie. On trouvera une mise au point de ces problèmes dans les articles de Sømme, 1981 et de Joosse, 1983.

— *Adaptation à la dessiccation : l'anhydrobiose.* La dessiccation quasitotale des biotopes en saison sèche est palliée le plus souvent par la capacité de résistance des œufs pondus dans les interstices et capables de reconstituer des populations au retour des précipitations. Poinsot (1968) a mis en évidence un processus original chez les jeunes et adultes de *Folsomides variabilis,* puis chez *Brachystomella parvula* (1974), qui correspond à une véritable anhydrobiose. Chez *Folsomides variabilis,* des individus maintenus dans des élevages qui se dessèchent progressivement montrent un comportement constructeur et se fabriquent des logettes à partir des interstices dont ils comblent les lacunes avec des boulettes de substrat (plâtre ou argile) ayant transité par le tube digestif. Au fur et à mesure de la dessiccation, les individus se contractent, se creusent en gouttière sur la face ventrale, les antennes repliées vers l'arrière. Ils peuvent rester ainsi desséchés plusieurs mois et reprennent leurs activités si l'on

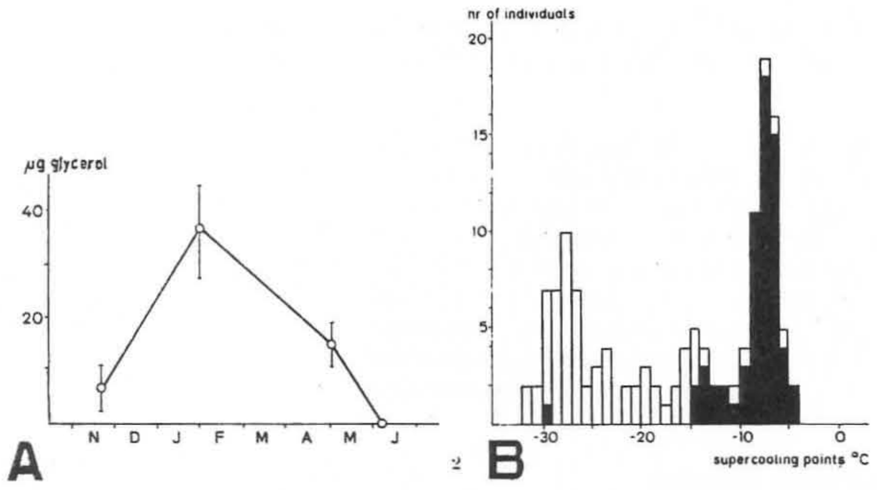


Fig. 7. — Adaptation au froid chez *Tetracanthella wahlgreni*. A, variation saisonnière de la teneur en glycérol (en µg/mg de poids frais); B, relation entre la vacuité du tube digestif et la résistance au froid (histogramme noir = tube digestif plein; histogramme blanc = tube digestif vide) (d'après Sømme et Conradi-Larsen, 1977).

procède à la réimbibition du milieu. Cette réhydratation peut être rapide et se fait à travers les téguments. Barra et Poinsot (1983) ont mis en évidence dans les canaux transcuticulaires une substance polysaccharidique très hydrosoluble qui pourrait intervenir dans ce processus de réhydratation rapide. Un cas comparable a été signalé chez *Isotomurus palustris* avec un comportement constructeur, dessiccation et réimbibition possible, mais uniquement chez de jeunes individus ayant auparavant subi une phase d'entrée en écomorphose, et ce dans des populations de biotopes méditerranéens ou subméditerranéens (Cassagnau, 1986).

— *Adaptation à l'inondation.* La saturation du milieu édaphique par une nappe liquide refoule la plupart des espèces vers la surface du fait du peu de mouillabilité de leur cuticule. Ce phénomène est bien connu des écologistes de terrain utilisant les lavages de terre pour récolter la faune. Toutefois les individus prisonniers en profondeur peuvent subir pendant un laps de temps plus ou moins long des conditions de vie subaquatiques qui ne semblent pas déboucher sur des conséquences létales. Les chances de survie de ces organismes sont liées à la teneur en oxygène dont ils disposent suivant les microconditions qui leur sont offertes en profondeur (Zinkler et Rüssbeck, 1986). Les individus enfermés dans des bulles d'air au sein des vacuoles conservent une respiration de type terrestre adaptée aux basses tensions en oxygène (21 pour 100). Par suite de la mouillabilité des téguments, *Folsomia candida* par exemple peut passer à une respiration de type aquatique sous de très basses tensions d'oxygène dissous dans l'eau (0,7 pour 100), la disparition de l'oxygène

se traduisant par l'apparition d'un métabolisme anaérobie, ce stade ne pouvant être atteint par les Entomobryens atmophiles de surface *(Tomocerus, Heteromurus)*.

— *Adaptation au milieu halophile.* Les espèces des milieux halophiles aussi bien de type interstitiel *(Archisotoma pulchella)* qu'atmophile *(Anurida maritima)* semblent capables de réguler la concentration de leur milieu intérieur par rapport aux fluctuations des concentrations de l'eau de mer et même de supporter quelques temps le contact de l'eau douce, lors des pluies par exemple (WEIGMANN, 1972; JOOSSE, 1983). Chez *Anurida maritima,* l'accroissement de l'énergie nécessaire à l'osmorégulation pourrait tirer son origine de l'élévation de la température du corps favorisée par l'activité diurne et la couleur bleu sombre des animaux.

3) RÉGULATION HYDRIQUE

L'écologie de la répartition nous apprend qu'un des facteurs clef de la distribution des Collemboles réside dans la teneur en eau des biotopes sous forme d'eau liquide et surtout de vapeur d'eau atmosphérique. Les fluctuations spatiales et temporelles de l'eau sont une des caractéristiques les plus faciles à mettre en évidence dans ce milieu (VANNIER, 1971). C'est dire l'importance que va revêtir l'aptitude des diverses espèces à supporter ces variations. L'essentiel de nos connaissances sur ce sujet est dû aux travaux de VANNIER qui s'appuie sur l'analyse de l'évolution du flux d'évaporation corporelle en atmosphère desséchée. Trois types principaux sont mis en évidence (fig. 8) :

— Le type *hygrophile* caractérise des formes qui n'exercent aucun contrôle sur leurs pertes d'eau corporelle et le transfert hydrique s'effectue comme un simple phénomène de diffusion. Ce type semble pouvoir s'étendre à de nombreux Poduromorphes édaphiques et endogés. Chez *Tetrodontophora bielanensis* par exemple, la courbe de transpiration débute par une valeur maximale du flux d'évaporation qui ne cesse de décroître.

— Le type *mésophile* concerne les espèces capables d'atmophilie, surtout des Entomobryomorphes. La courbe montre chez *Tomocerus minor* un plateau caractéristique signifiant que le flux d'évaporation corporelle est constamment indépendant de l'abaissement de la teneur en eau interne des individus et semble soustendu par une régulation active de l'organisme.

— Le type *xérophile* (Symphypléones trachéates) montre un long plateau suivi par une brusque élévation du flux d'évaporation corporelle et d'une diminution rapide qui précède le dessèchement total. L'analyse montre d'ailleurs que pour une même espèce les divers stades peuvent se situer dans un type ou dans l'autre, obligeant les espèces à migrer d'un biotope dans un autre, les néonates d'*Allacma fusca* de type mésohygrophile restant dans la litière humide alors que l'adulte est de type xérophile (BETSCH,

BETSCH-PINOT, VANNIER, 1980). Comme on pouvait s'y attendre, ce type d'adaptation est moins lié à la position phylétique des organismes qu'à leur mode de vie. Chez les *Tomoceridae, Tomocerus minor* et *problematicus* sont encore de type mésophile alors que *Tomocerus catalanus* et *Tritomurus falcifer* sont incapables de réguler leurs pertes en eau (VANNIER et THIBAUD, 1978). Il en est de même des *Bonetogastrura* cavernicoles alors que *Ceratophysella denticulata* et *Hypogastrura boldorii* (bien connu pour son atmophilie sous forme A) sont de type mésophile (THIBAUD et VANNIER, 1980), ce dernier devenant hygrophile lors de son entrée en écomorphose (DALENS et VANNIER, 1983).

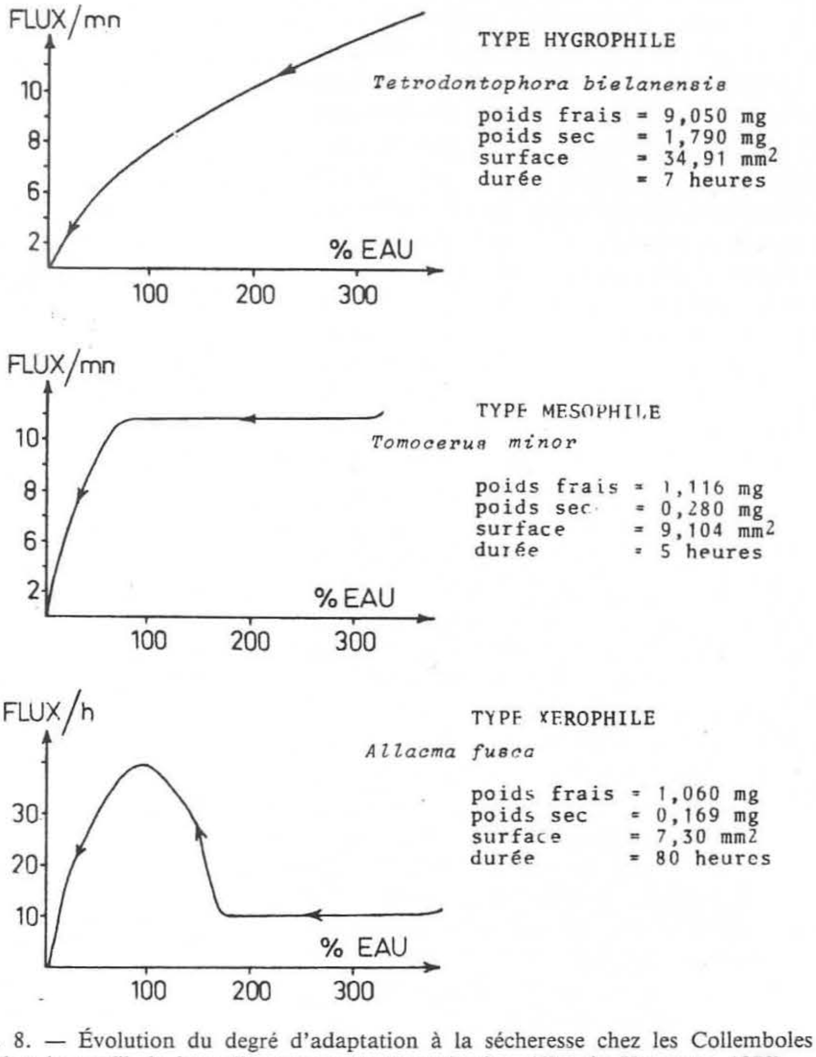


Fig. 8. — Évolution du degré d'adaptation à la sécheresse chez les Collemboles selon le profil de leur diagramme de transpiration (d'après VANNIER, 1978).

4) ADAPTATIONS MIXTES

a) *Les Écomorphoses* (CASSAGNAU, 1986 *a* et *b*). — En schématisant quelque peu, on peut définir l'écomorphose comme l'intercalation dans le développement post-embryonnaire des espèces d'une crise métabolique généralisée mais passagère, révélée par une morphologie nouvelle qui s'extériorise grâce à la persistance du processus d'exuviation, la morphologie préécomorphique étant rétablie lors de la rupture de l'écomorphose.

La déviation passagère de la morphogenèse n'apporte donc au total rien de neuf dans le développement ontogénique de l'animal, l'individu sortant de l'écomorphose étant rigoureusement identique à ce qu'il était cinq mois auparavant lors de la phase préécomorphique. En ce sens, il garde bien entendu ses caractéristiques d'organisme amétabole.

Cette crise touche dans la plupart des cas des espèces dont le développement optimum a lieu à des températures relativement basses et dans des conditions d'hygrométrie élevée; elle se déclenche dans des biotopes où pour des raisons géographiques et climatiques ces conditions optimales ne sont pas constantes du fait de l'apparition d'une saison chaude et sèche. On voit par là même l'analogie présentée par les écomorphoses et les diapauses estivales, bien que la complexité et l'originalité des écomorphoses soient, comme nous allons le voir, sans commune mesure avec un simple arrêt de développement. Dans les cas les plus simples, à la forme normale A pré- et post-écomorphique, correspondant à la diagnose des individus adultes en phase de reproduction, se substitue en une mue une forme écomorphique temporaire B, très généralement immature, mais parfois adulte bien que non reproductive. Chez certains *Hypogastrura,* la phase écomorphique se décompose en deux stades morphologiquement différents (formes B et C), la forme C ayant en réalité la même signification que la forme B des écomorphoses à un seul stade.

La quasi-totalité des espèces écomorphiques ont une aire de répartition située au nord du 30° LN. La présence de certaines d'entre elles dans l'hémisphère austral s'explique par leur caractère anthropophile et leur faculté d'indigénation secondaire, la plus typique à cet égard étant *Isotoma tigrina* très fréquente dans les biotopes rudéraux et les terrains cultivés. *H. purpurescens, boldorii, manubrialis* sont de type holarctique, rattachées à des lignées d'origine septentrionale et présentant un comportement boréo-alpin. *H. acuminata* a été récemment placée dans le sous-genre *Mucrella* dont les autres espèces se rencontrent en Alaska et Sibérie (FJELLBERG, 1985) et doit donc être considérée comme une espèce relique d'origine boréale. *H. 12-oculata* et *H.* n. sp. groupe *armata* sont des formes endémiques orophiles des montagnes péri-méditerranéennes. Chez les Isotomidae, trois contingents sont à considérer. Les formes holarctiques sont peu nombreuses, essentiellement *Isotoma (Desoria) tigrina, propinqua, Isotoma (I.) viridis* abondantes surtout en Europe du Nord et Europe Centrale, à répartition plus sporadique vers le Sud. Le cas d'*Isotomurus palustris,* apparemment cosmopolite, doit être réenvisagé dans

la mesure où sont regroupées sous ce nom un complexe d'espèces dont la systématique est entièrement à revoir.

Un deuxième contingent comprend des espèces orophiles endémiques des massifs montagneux péri-méditerranéens (Pyrénées, Monts Cantabriques, Grèce, Corse) mais liées à des espèces de type septentrional ou alpin (la plupart des *Isotoma* des sous-genres *Desoria* et *Gnathisotoma,* et *Folsomia nigromaculata)* (NAJT, 1982).

Un troisième contingent, lui, est de type néarctique; il regroupe les *Appendisotoma, Cliforga, Proisotoma* et *Isotoma (D.) harti* dont les stations sont disséminées de l'Alaska aux États du Maine, Ontario, Illinois, Indiana, New York, Connecticut... soit un territoire correspondant à la frange sud des glaciers pleistocènes.

Nous voyons donc que dans ses grandes lignes la biogéographie des espèces écomorphiques est dominée par des rapports plus ou moins étroits avec les milieux froids actuels ou passés. C'est leurs facultés adaptatives, en particulier la possibilité d'entrer en vie ralentie en saison chaude et sèche, qui leur ont permis de déborder des limites strictes de leur écologie cryophile et expliquent leur maintien, voire parfois leur abondance, en région méditerranéenne.

Les caractères touchés par l'écomorphose sont pour la plupart liés aux structures tégumentaires (grain cuticulaire, phanères, organes sensoriels...) ou au développement des appendices (pattes, furca, pièces buccales), mais ils sont assez différents dans les deux familles intéressées, dans la mesure où ils apparaissent dans un contexte morphologique déjà différencié dans telle ou telle direction, les Hypogastruridae (fig. 9) évoluant suivant le modèle Poduromorphe, les Isotomidae au sein des Entomobryomorphes. Le détail des transformations morphologiques se trouve dans notre mise au point de 1986 *a.*

La crise écomorphique révélée par les modifications tégumentaires décrites précédemment aura un impact considérable sur l'anatomie interne des principaux organes et sur le métabolisme des individus. La musculature et le système nerveux ne présentent pas de modifications apparentes spectaculaires. Seront essentiellement touchés les téguments, le tube digestif, le tissu adipeux, les hémocytes, cependant que la gonade montrera un blocage manifeste de son activité. L'essentiel de nos connaissances est dû aux travaux en microscopie électronique menés par LAUGA-REYREL (1983) sur *Hypogastrura boldorii* (= *tullbergi* in LAUGA-REYREL), mais les données partielles issues d'observations faites sur d'autres espèces permettent de penser que les conclusions tirées de ce modèle peuvent être étendues dans leurs grandes lignes à tous les cas recensés. L'anatomie interne montre une profonde transformation des principaux organes : involution du tube digestif bourré de concrétions minérales, hypertrophie du corps gras par surcharge en réserves lipidiques et protéiniques, augmentation des déchets dans les cellules à urates, blocage de l'évolution de la gonade... L'épiderme se charge de pigment et sécrète une cuticule épaisse qui montre une évolution atypique des grains épicuticulaires et procuticulaires.

Toutes ces modifications sont réversibles à la fin de l'écomorphose.

L'étude du cycle biologique des populations naturelles montre que la plupart des espèces écomorphiques ont une seule génération par an, les unes effectuant le cycle entier sous forme A, les autres présentant une crise écomorphique généralisée au printemps. Mais dans des conditions optimales d'élevage, le cycle peut se raccourcir et il est possible d'obtenir trois à quatre générations par an. L'analyse expérimentale en laboratoire montre que les potentialités de l'écomorphose sont d'origine génétique,

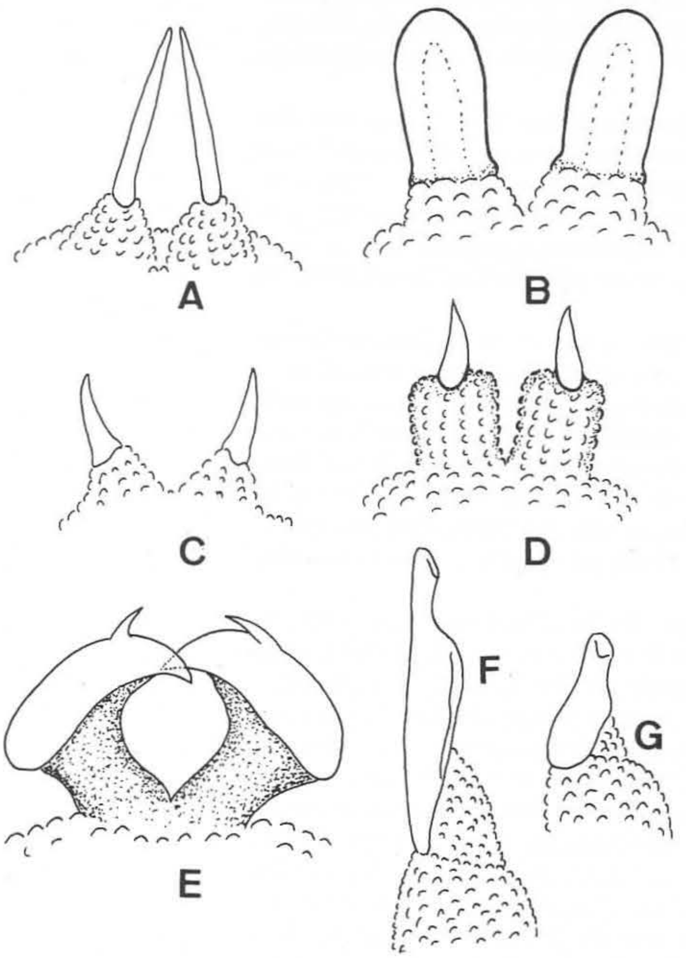


Fig. 9. — Perturbations morphologiques chez les *Hypogastrura* écomorphes : *Hypogastrura (C.) armata*, épines anales de la forme A (A) et de la forme écomorphique B (B).

Hypogastrura (H.) purpurescens, épines anales de la forme A (C), de la forme B (D) et de la forme C (E).

Hypogastrura (H.) boldorii, mucron de la forme A (F) et de la forme C (G) (d'après CASSAGNAU, 1986 *a*).

mais qu'elles ne peuvent s'exprimer que dans certaines conditions du milieu interne et externe. L'action des facteurs externes (élévation de la température) permet d'expliquer la localisation de l'écomorphose au printemps dans la nature. Cependant la persistance en conditions optimales d'une écomorphose rémanente dans certaines populations révèle l'existence d'un effet maternel transmis d'une génération à l'autre. Quel que soit le déterminisme initial, la crise métabolique est déclenchée par l'inhibition des *corpora allata* : la rupture de l'écomorphose peut être provoquée par l'injection de JH.

Nous résumerons l'essentiel des manifestations morphologiques, histologiques, comportementales dans la figure synthétique (fig. 10) qui se rapporte aux populations méditerranéennes d'*Hypogastrura boldorii.*

L'avantage adaptatif de la crise écomorphique devient évident si l'on songe que l'inhibition des *corpora allata* a pour effet de plonger l'organisme dans un contexte physiologique lui permettant d'échapper aux vicissitudes de la saison chaude et sèche sous des latitudes méridionales (essentiellement la dessiccation et l'échauffement des strates édaphiques superficielles, conditions létales pour la forme A mésophile et parfois atmophile, chez ces organismes cryophiles que sont la plupart des espèces à écomorphoses) = blocage de la gonade et régression de la fonction digestive par involution des pièces buccales et du tube digestif; utilisation des réserves stockées au niveau du corps gras, transformation en rein d'accumulation de l'épithélium mésentérique et des cellules à urates, modifications tégumentaires rendant l'animal plus apte à une vie hygrophile en milieu anoxyque, comportement migratoire vers les couches profondes du sol (fig. 10).

Les modifications fonctionnelles de l'épiderme se traduisent en outre par une déviation morphogénétique parfois spectaculaire permettant l'émergence de signes extérieurs qui n'ont peut-être pas tous une signification physiologique majeure. Même si certains ne sont que des épiphénomènes secondaires, reconnaissons que ce sont eux qui jouent le rôle essentiel en tant que révélateurs de la crise écomorphique aux yeux de l'observateur.

b) *Les Cyclomorphoses.* — Le polymorphisme saisonnier découvert par Fjellberg (1976, 1978) chez les *Isotoma* et auquel il a donné le nom de cyclomorphose touche des espèces cryophiles qui présentent une forme d'été et une forme d'hiver qui se distinguent essentiellement par la forme du mucron : *Isotoma hiemalis hiemalis* d'été par exemple, et *Isotoma hiemalis mucronata* en hiver. Chez *Isotoma nivea,* la forme d'été voit régresser les ergots capités que possède la forme d'hiver. Un phénomène semblable a été retrouvé chez les *Hypogastrura* cryophiles (Leinaas, 1981 *a* et *b*); ce polymorphisme est la marque extérieure de deux types de comportements adaptatifs, la forme d'hiver étant seule capable de conserver une activité à la surface de la neige (Zettel et Zettel, 1986).

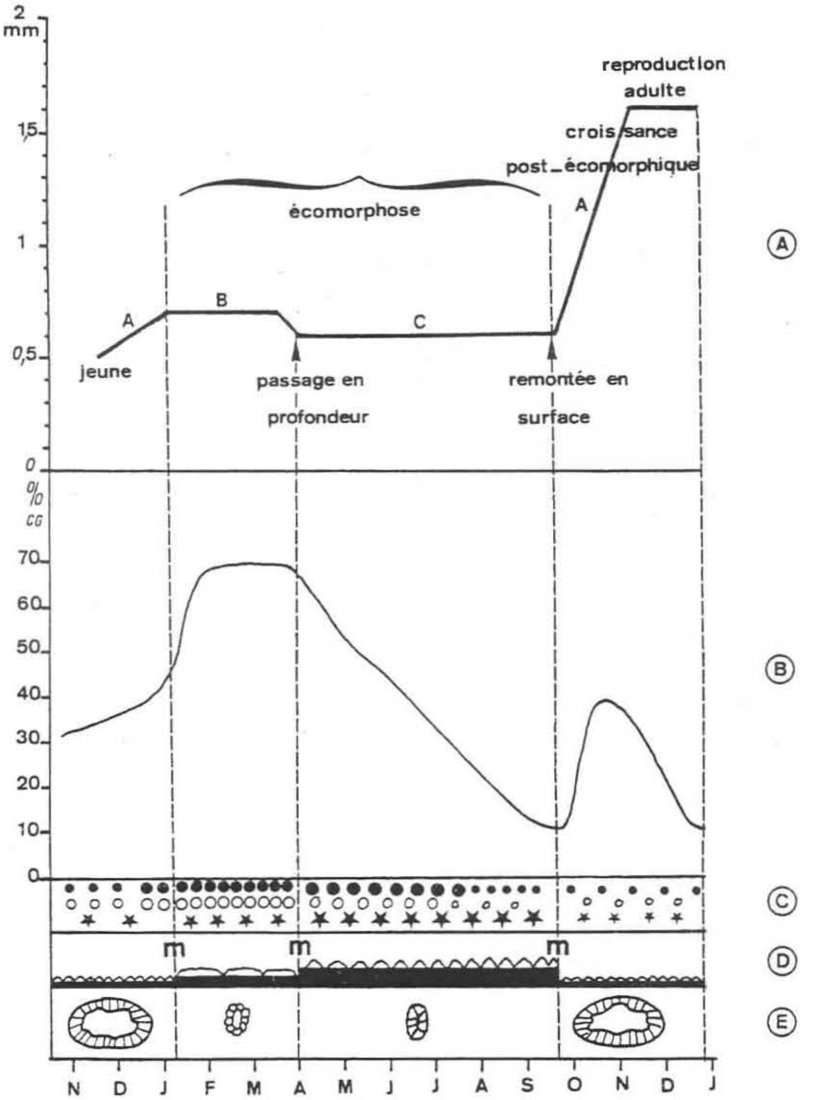


Fig. 10. — Schéma général du cycle annuel écomorphique et de ses conséquences chez *H. boldorii*. De haut en bas : A, aspect phénologique de la croissance et du comportement; B, évaluation quantitative du corps gras = surface proportionnelle du corps gras sur coupes transversales faites au niveau du tube ventral; C, composition qualitative du corps gras (*points noirs,* globules protéiques; *points blancs,* globules lipidiques; *étoiles,* urates); D, modifications de la couche pigmentaire et de la cuticule (m, mue); E, modifications histologiques du mésentéron (d'après LAUGA-REYREL, 1983, modifié).

LES COLLEMBOLES EN TANT QUE MODÈLES BIOLOGIQUES ORIGINAUX

La diversité écologique des Collemboles et leur potentiel adaptatif découlent incontestablement de leur grande plasticité génétique et de l'efficacité des intermédiaires hormonaux intercalés entre les facteurs mésologiques et les grandes fonctions. D'où l'intérêt d'une double approche génétique et endocrinologique, tant au niveau de l'évolution et de la spéciation qu'à celui de la malléabilité intraspécifique.

1) Le polymorphisme génétique

Le nombre de chromosomes est relativement faible : le nombre haploïde est de 6 à 7 chez la plupart des Arthropléones, rarement moins ou plus (4 à 10 chez les Neanuridae), 5 chez les Symphypléones. De nombreux tissus montrent en fait des signes manifestes d'endopolyploïdie dans des noyaux géants surtout dans des organes sécréteurs (glandes, mésentéron, trophocytes...), mais ce sont les Neanurinae à pièces buccales réduites qui possèdent les structures nucléaires les plus intéressantes du fait de l'existence de glandes salivaires hypertrophiées à noyaux géants polyténiques (Cassagnau, 1966). L'étude des chromosomes polytènes (fig. 11) nous a révélé un polymorphisme intraspécifique considérable des bandes dans les bras euchromatiques (polymorphisme de structure), mais aussi de la répartition des tambours hétérochromatiques (Cassagnau, 1974, 1977; Cassagnau, Dallai, Deharveng, 1980), accompagné de taux d'hétérozygotie sans commune mesure avec ceux qui étaient connus chez les Diptères (Deharveng, 1982 *b*). Corrélativement, l'évolution intragénérique conduit à des caryotypes tellement diversifiés qu'il n'est plus possible de reconnaître les chromosomes homologues chez des espèces pourtant très proches par leur phénotype (Cassagnau, Deharveng, Peja, 1985).

Si on estime que les espèces définies au niveau morphologique correspondent à de bonnes espèces, on est alors amené à se demander dans quelle mesure le caryotype est bien le reflet de leur génotype. La variabilité chromosomique très importante mise en évidence par ailleurs entre populations d'une même espèce ou au sein d'une même population chez *Bilobella aurantiaca* vient également à l'appui d'une conception dissociant jusqu'à un certain point le « phénotype chromosomique » du phénotype externe et du génotype.

Une seconde hypothèse consisterait à tenir le caryotype observé comme une image relativement fidèle du génotype. Les profondes différences chromosomiques relevées entre les espèces du genre *Bilobella* correspondraient alors à des différences génétiques réelles qui s'exprimeraient au contraire de façon atténuée au niveau du phénotype morphologique externe. Dans

cette éventualité le polytypisme chromosomique observé chez *Bilobella aurantiaca* résulterait de l'existence d'un grand nombre d' « espèces biologiques cryptiques » au sein de la même « espèce » morphologique. L'intensité du polymorphisme chromosomique mis en évidence dans certaines populations ne permet guère toutefois de pousser cette seconde hypothèse jusque dans ses implications ultimes, d'autant plus que nous n'avons pour l'instant aucune donnée sur les critères d'hybridation, celle-ci étant fort difficile à réaliser dans ce groupe d'Insectes.

Quoi qu'il en soit, s'il est possible d'envisager chez les Collemboles Neanurinae l'utilisation de la variabilité chromosomique au sein des espèces et des populations en vue de mieux comprendre les processus de l'adaptation aux conditions du milieu (en particulier par l'analyse des fluctuations de l'hétérochromatine) il ne semble pas que l'on puisse espérer tirer d'utiles renseignements phylogénétiques de l'étude des caryotypes polytènes, diversifiées au point qu'on ne peut plus reconnaître les chromosomes, ou les bras chromosomiques, homologues au sein d'un même genre.

Cette diversité génétique se retrouve dans l'analyse électrophorétique des enzymes menée chez ces mêmes Neanurinae, la distance génétique entre les populations pouvant être un indice de leur tendance à un début de spéciation (Fanciulli, Dallai, Petrucci, 1986 *a* et *b*). Mais dans ce domaine, il faut aussi tenir compte d'un éventuel polymorphisme physiologique décelable au cours du cycle biologique et qui tend à exagérer l'estimation de la diversité génétique, par exemple au niveau des estérases (Dalens et Rousset, 1986).

2) Les structures endocrines et leur importance dans l'adaptation et la morphogenèse

La présence d'un complexe rétrocérébral de type « Insecte » a été mise en évidence chez les Collemboles dans les années 70 (Cassagnau, 1971; Cassagnau et Juberthie, 1967). L'importance phylétique de ces structures au sein du groupe composite des Aptérygotes a été soulignée un peu plus tard (Cassagnau et Juberthie, 1971). On notera ici le nombre réduit des cellules neurosécrétrices protocérébrales et des cellules intrinsèques des corps cardiaques. Au niveau de ce dernier organe, nous avons reconnu 3 stades d'évolution (Cassagnau et Juberthie, 1983) : — Organe neurohémal simple sans processus gliaux ni cellules intrinsèques, nettement séparés des corps allates (type dilaté chez *Tomocerus)*; — Organe

---

Fig. 11. — Chromosomes salivaires polytènes de *Bilobella aurantiaca* (Neanurinae). I à VII : les 7 chromosomes d'une population de la forêt de la Sainte-Baume (Var). En bas à gauche, polymorphisme du chromosome VII dans les massifs de la Meseta ibérique : rangée du haut (*a* à *e*), Sierra de Gredos; rangées du bas (*a* à *i*), Sierra de Guadarrama (d'après Cassagnau, 1977).

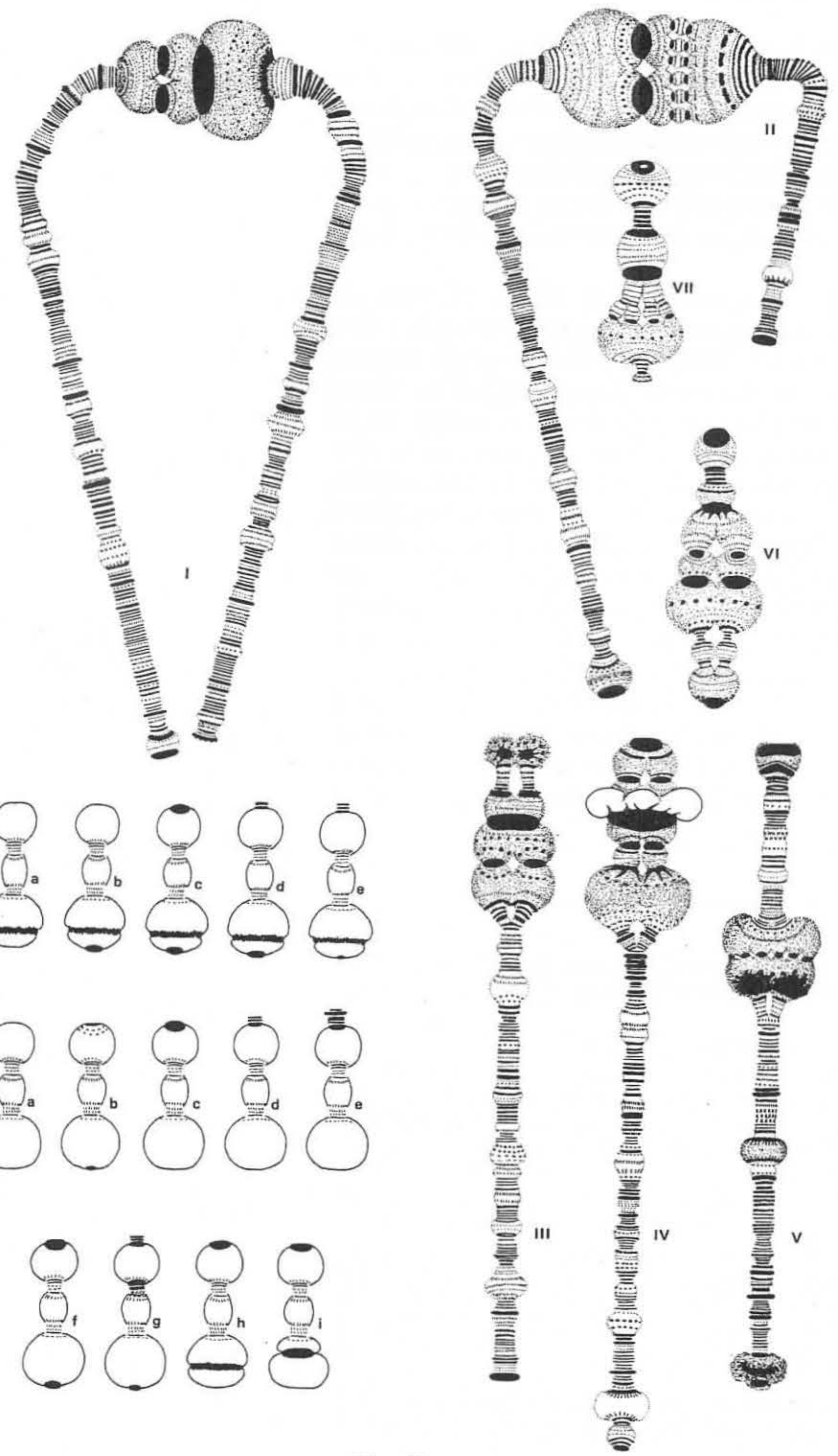


Fig. 11.

neurohémal à cellules gliales, mais sans cellules intrinsèques, enveloppant le corps allate (type condensé des Neanuriens, fig. 12); — Organe neurohémal sans cellules gliales mais possédant une cellule à sécrétion propre et une cellule intrinsèque, de type corps cardiaque (type *Hypogastrura*).

D'autre part la lame fibreuse surmontant le ganglion sous-œsophagien connectée avec le *nervus parallelus* pourrait bien être le 1er organe neurohémal de la chaîne ventrale, homologue des organes périsympathiques des Ptérygotes.

Quant au fonctionnement de ces systèmes, c'est surtout l'activité des corps allates qui a donné lieu aux recherches les plus fructueuses dans le domaine de l'ovogenèse (PALÉVODY, 1976) et de l'écomorphose (LAUGA-REYREL, 1984). Les fluctuations de l'hormone juvénile règlent les phases successives dans ces deux types de phénomènes biologiques, mais il semble que ces fluctuations puissent expliquer aussi bien des points de la morphogenèse des structures tégumentaires si malléables chez les Collemboles, même si pour l'instant nous en sommes réduits à de simples hypothèses analogiques. Il se dessine un schéma global où semblent impliqués chaque fois les fluctuations du facteur juvénilisant dont l'abaissement du taux aurait pour conséquence l'hyperactivité de cellules trichogènes spécifiques ou de plages cellulaires impliquées dans l'élaboration des téguments et de ses annexes (épines anales). Au contraire, tout accroissement de l'activité des corps allates aurait comme effet un amincissement des soies et la réduction des productions cuticulaires (tendance à une juvénilisation des structures). Des phénomènes semblables existent lors des manifestations de l'écomorphose, des cyclomorphoses et des phénomènes d'épitoquie.

Fig. 12. — Schéma du système nerveux et neuro-endocrine chez *Deutonura monticola,* vue dorsale (en haut) et vue de profil (en bas) (d'après CASSAGNAU et JUBERTHIE, 1967).

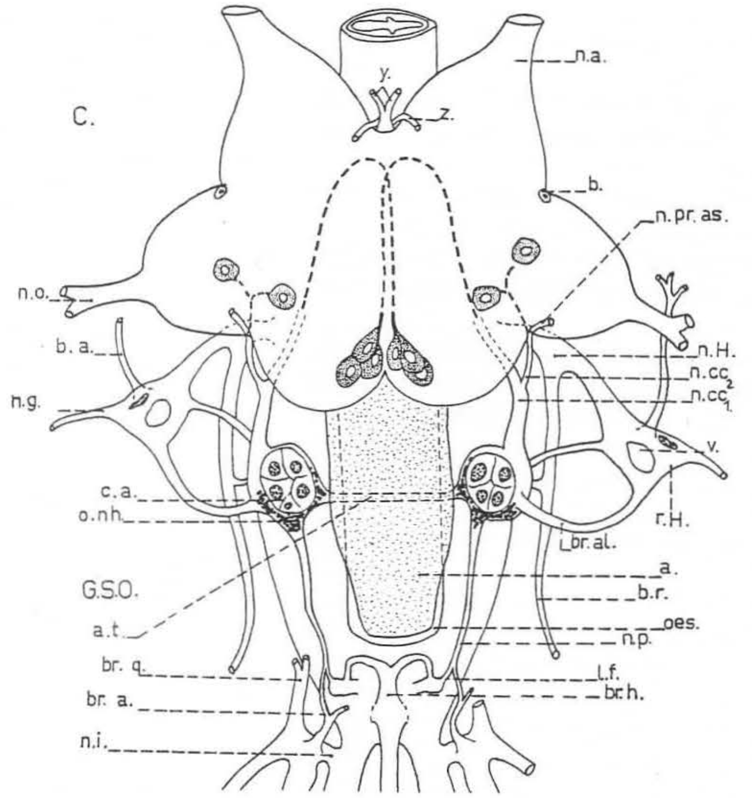
a, aorte; a. t., anastomose transverse des corps allates.

b, cellules neurosécrétrices cérébrales de type b; b. a., branche ascendante du renflement d'HOFFMANN; b. r., branche récurrente du nerf d'HOFFMANN; br. a., branche ascendante du nerf intercalaire; br. al., branche allate du renflement d'HOFFMANN; br. h., branche h du sympathique impair; br. q., br. y., br. z., branches q, y et z du nerf intercalaire.

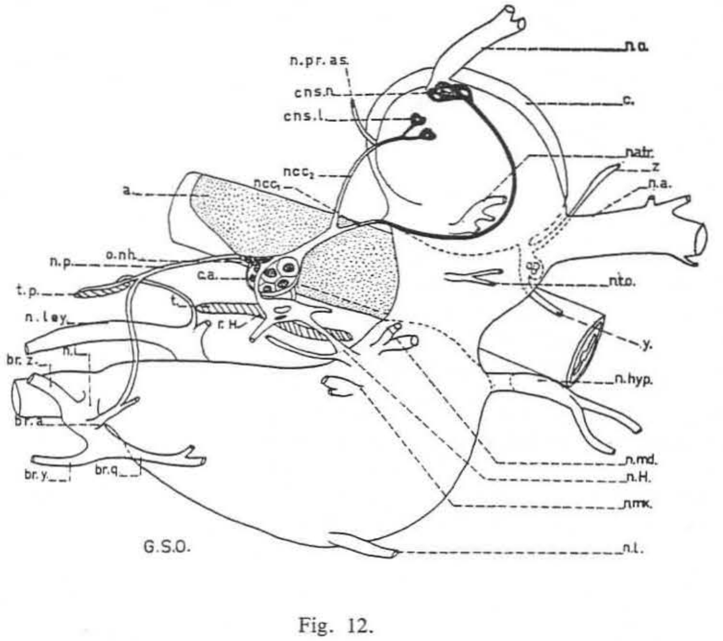
c, cerveau; c. a., *corpus allatum*; cns. l., cns. n., cellules neurosécrétrices latérales, nucales; g. s. o., ganglion sous-œsophagien; l. f., lame fibreuse.

n. a., nerf antennaire; n. a. tr., nerf antennaire tritocérébral; n. cc1, n. cc2, *nervi corporis cardiaci* 1, 2; n. g., branche mandibulaire du nerf d'HOFFMANN; n. hyp., nerf hypopharyngien; n. i., nerf intercalaire; n. l., nerf labial; n. Ley., nerf de LEYDIG; n. md., nerf mandibulaire; n. mx., nerf maxillaire; n. o., nerf oculaire; n. p., *nervus parallelus*; n. pr. as., nerf protocérébral ascendant; n. t. o., nerf tentorio-oculaire.

œs., œsophage; o. n. h., organe neurohémal; r. H., renflement d'HOFFMANN; t., tentorium; t. p., tentorium postérieur; v., cavité du renflement d'HOFFMANN; y., nerf y.; z., nerf z.



C.
y.
z.
n.a.
b.
n.pr.as.
n.o.
b.a.
n.g.
n.H.
v.
c.a.
o.nh.
r.H.
br.al.
a.
G.S.O.
b.r.
a.t.
oes.
n.p.
br. q.
l.f.
br. a.
br.h.
n.i.



n.pr.as.
cns.n.
cns.l.
n.a.
c.
a.
n.atr.
z
n.a.
n.p.
o.nh.
c.a.
t.p.
t.
n.to.
r.H.
y.
n.hyp.
n.md.
n.H.
n.mk.
br.y.
br.q.
G.S.O.
n.l.

Fig. 12.

3) Les Collemboles et la chronobiologie

Les rythmes vitaux des Collemboles ont été l'objet de nombreuses études. Certains d'entre eux sont si évidents qu'ils ne nécessitent aucune analyse spéciale pour être mis en relief.

Cependant d'autres types de cycles réclament une méthodologie plus précise. La chronobiologie distingue à ce sujet les méthodes d'observation directe dites « d'approximation macroscopique » et « une analyse microscopique » s'appuyant sur des techniques statistiques particulièrement adaptées à ces problèmes.

Un exemple nous en est donné dans l'analyse de Cutkomp et coll. (1987 *b*) à partir des résultats fournis par l'observation macroscopique des rythmes de l'Isotomidae *Folsomia candida,* observations dues à Snider et Butcher (1973). L'influence de la température chez cette espèce est évidente comme chez la plupart des Collemboles, mais l'analyse chronobiologique apporte une grande précision quant à ses effets aussi bien sur la durée des rythmes de mue et d'oviposition que sur la longévité des individus.

A cet égard les Collemboles semblent représenter un modèle très favorable (Cutkomp et coll., 1987 *a*), l'espèce citée plus haut ayant en plus le double avantage d'être parthénogénétique et de se reproduire facilement en laboratoire. L'apparente simplicité de son organisation temporelle interne permet d'extérioriser l'expression de ses horloges biologiques, un même processus pouvant impliquer l'existence de composantes différentes. L'oviposition par exemple qui se produit approximativement tous les sept jours (rythme circaseptan), révèle aussi un rythme circadien bien défini (24 h environ) (Chiba et coll., 1973; Marques et coll., 1987).

La chronobiologie ouvre ainsi des perspectives multiples à partir de ce groupe dont l'étude ne fait que commencer, comme par exemple l'action éventuelle de drogues appliquées à des cycles bien établis, les cycles de mue entre autres (Marques et coll., 1988) (*).

Résumé. — En s'appuyant sur la littérature récente l'auteur présente une mise au point synthétique des principaux résultats obtenus ces dernières années sur la biologie des Insectes Collemboles. Après un rapide rappel des structures anatomiques et morphologiques, sont successivement envisagés les grandes lignes de la classification, de la reproduction et du développement ainsi que les phénomènes biologiques spectaculaires qui font des Collemboles un groupe particulièrement riche en modèles originaux : épitoquie, neutralisation des caractères sexuels secondaires, écomorphoses, cyclomorphoses, anhydrobiose, polymorphisme des caryotypes polytènes, structures neuroendocrines...

Une deuxième partie est consacrée aux facteurs de répartition des organismes, soit d'un point de vue chorologique s'appuyant sur l'histoire paléogéographique des aires

(*) La bibliographie générale se trouve p. 61-69.

de dispersion, soit d'un point de vue écologique lié aux composantes édapho-microclimatiques des biotopes. La place des Collemboles dans la biocénose édaphique ainsi que les perturbations apportées par les interventions humaines dans l'équilibre de celle-ci terminent ce panorama.

SUMMARY. — Leaning on the publications of the latest thirty years, the author proposes a review of the most important results in the study of Collembola Insects.

After a short recall of anatomical and morphological structures, he recapitulates the great lincages of the modern taxonomical classification of this group until the level of the subfamilies.

The first part deals with the biology of the reproduction and the embryonic and postembryonic development, and underlines the very exceptional character of the morphogenesis during the reproductive stage in some species: the appearance of the epitokous form during the vitellogenesis in *Hypogastrura, Hydroisotoma;* the regress of the secondary sexual characters in *Bourletiella* submited to dry summer conditions.

Likewise are described the results of the mesological effects on the adaptative ecophysiology, on the cuticular patterns and the relationship between cuticular organization and ecological factors with adaptative significance. Next the author gives the essential description of the morphological modifications, the transformations of the internal anatomy and the phenological evolution of the populations, which characterize the ecomorphic crisis during the seasonal cycle in some *Ilypogastruridae* and *Isotomidae.* The most recent data of cytogenetic (analysis of the polytene karyotypes of the salivary glands), endocrinology (study of the retrocerebral neuroendocrine system) and chronobiology (circadian-circaseptan rhythm) complete this panorama.